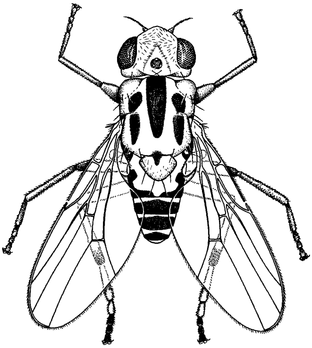
ISSN 0206-0477

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Э. П. НАРЧУК

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ СЕМЕЙСТВ ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ ФАУНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 294

Выпускаются с 1932 года

Э. П. НАРЧУК

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ СЕМЕЙСТВ ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (INSECTA: DIPTERA) ФАУНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН (С КРАТКИМ ОБЗОРОМ СЕМЕЙСТВ МИРОВОЙ ФАУНЫ)

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РАН 1832

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

2003

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE

Vol. 294

E. P. NARTSHUK

KEY TO FAMILIES OF DIPTERA (INSECTA) OF THE FAUNA OF RUSSIAN AND ADJACENT COUNTRIES

Главный редактор –
директор Зооологического института РАН
А. Ф. Алимов

Редакционная коллегия:
В. В. Хлебович (отв. ред.), Я. И. Старобогатов (зам. отв. ред.), С. Д. Гребельный (учен. секр.), А. О. Аверьянов, Т. А. Асанович, Ю. С. Балашов, А. В. Балушкин, В. Я. Бергер, А. В. Горохов, И. С. Даревский, В. Р. Дольник, И. М. Керженер, С. Ю. Кузнецов

Редактор тома *В. Ф. Зайцев*

Рецензенты:
М. А. Булыгинская, В. Н. Танасийчук

Определитель содержит сведения о морфологии имаго двукрылых, обзор биологии имаго и личинок и ключ для определения взрослой формы до уровня семейств палеарктической фауны, отдельно для крылатых и бескрылых форм, а также краткий обзор семейств двукрылых насекомых мировой фауны.

Работа выполнена с использованием фондовой коллекции Зоологического института РАН, имеющей финансовую поддержку Министерства науки и технологии Российской федерации (рег. № 00-3-16), публикация осуществлена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

ISBN 5–98092–004–8

© Зоологический институт РАН, 2003
© Э. П. Нарчук, 2003

Памяти моих учителей в диптерологии –
Евгения Сергеевича Смирнова и
Александра Александровича Штакельберга

Предисловие

Двукрылые насекомые (отряд Diptera) – одна из наиболее трудных для изучения групп. Они не только помещаются на вершине системы класса насекомых, но к ним последним прибегают, например, при биоценотических и экологических исследованиях, а также в педагогическом процессе, за исключением некоторых практически важных групп, таких как комары или слепни. Это связано и с огромным разнообразием форм, и с мелкими размерами преобладающего числа видов, и с их достаточно высокой хрупкостью, что затрудняет массовый сбор неповрежденных экземпляров, пригодных для научного определения. Не в последнюю очередь это происходит из-за сложности определения даже до уровня семейств. Трудности определения до уровня семейства усугубляются тем, что система отряда двукрылых еще далека от окончательного завершения, не устоялось число выделяемых семейств, идет их постоянное дробление и выделение новых семейств или, напротив, объединение, во многих случаях хорошо обоснованное. Это положение хорошо иллюстрируют примеры с количеством семейств Nematocera и Cyclorrhapha из серии Acalyptrata. В 1928 г. А.А. Штакельберг включил в определители семейств 11 семейств Nematocera, в 1949 г. – 18, в 1969 г. – 32. В настоящий определитель включены 45 семейств. Сходная картина – с семействами Acalyptrata: в 1928 г. – 23 семейства, в 1933 г. – 38, в 1949 г. – 39, в 1969 г. – 49. В настоящем определителе – 59 семейств этой группы.

Для облегчения работы по определению представленный ключ иллюстрирован многими рисунками комаров и мух, к сожалению, только черно-белыми. Подробно иллюстрированы также многие детали строения. Большинство рисунков заимствовано из книги „Определитель насекомых европейской части СССР. Том 5. Двукрылые и блохи”, 1969-1970, Л., „Наука”, редакторы А.А. Штакельберг и Э.П. Нарчук (к сожалению, эти 2 тома уже недоступны для молодых исследователей). В других случаях источники рисунков отмечены специально.

Основными признаками при определении семейств служат жилкование крыла, строение и хетотаксия головы (реже груди) строение и хетотаксия ног, поэтому на первых порах, пока исследователь не научится узнавать по

внешнему облику основные семейства, необходимо работать с экземплярами хорошей сохранности, чтобы крылья не были слипшимися, а щетинки (в особенности на голове и ногах) обломанными. Двукрылые многих семейств имеют весьма характерный облик и легко диагностируются по внешнему виду. При некоторой практике принадлежность экземпляров ко многим семейства можно узнавать по общему облику. Я вспоминаю, как Е.С. Смирнов учил студентов кафедры энтомологии МГУ распознавать семейства двукрылых, заставляя „читать" строчки в ящике с его летними сборами, т.е. называть семейство, к которому относится каждый наколотый экземпляр, поправляя в случае необходимости и акцентируя внимание на специфических признаках.

Кроме морфологического очерка, во вводной части даны краткие обзоры основных групп двукрылых, занимающих определенные спектры ниш в экосистемах (фитофагов, хищников, мицетофагов, паразитов), и разные группы сапрофагов в личиночной стадии. В этих обзорах автор старался не выходить за рамки уровня семейств, насколько это возможно. После ключа семейств приведен краткий обзор всех семейств; в него включены также сведения о внепалеарктических семействах отряда, чтобы книга могла служить в некотором отношении справочным пособием. Семейств, которые не встречаются в Палеарктике, относительно немного. Семейства расположены в алфавитном порядке для облегчения пользования, приведены сведения об общем облике и размерах взрослых насекомых, геологическом возрасте, современном распространении, образе жизни и значении для человека.

Многие семейства двукрылых не только отличаются характерным габитусом, но и биологически довольно однородны. Это относится даже к таким крупным семействам, как Limoniidae, Tipulidae, Chironomidae, Tabanidae, Bombyliidae, Empididae, Dolichopodidae, Tephritidae, Agromyzidae, Tachinidae и ряд других. Таким образом, учитывая число экземпляров отдельных семейств и их соотношение, даже не доводя определение до уровня родов или видов, можно получить представление о биологическом спектре фауны двукрылых насекомых и возможных неблагоприятных влияниях на нее. Известно, что уменьшение числа хищников указывает на стрессовые воздействия. Желательно было бы получить примерные соотношения числа экземпляров массовых семейств в типичных стациях с наименьшим антропогенным прессом в разных ландшафтных зонах (зональные спектры фауны). Такой материал мог бы служить хорошей основой для сравнения при мониторинге. Это – работа для будущих диптерологов, и желательно, чтобы она была сделана скорее, пока имеются относительно ненарушенные ландшафты. Базироваться она должна на сети заповедных территорий.

При создании ключа автор пользовался обширной коллекцией двукрылых насекомых Зоологического института Российской академии наук, советами и помощью многих российских коллег-диптерологов, которые просмотрели отдельные части ключа и сделали ряд добавлений. Всем коллегам автор искренне признателен, без их помощи и постоянных советов работа не могла бы быть выполнена. Сознавая трудности создания удобного и легкого в употреблении ключа для такого обширного и разнообразного отряда, как двукрылые, автор надеется, что его труд послужит расширению и углублению исследований в диптерологии и привлечет молодежь к изучению интересного во многих отношениях и хозяйственно важного отряда насекомых.

Замечания и пожелания просьба присылать автору по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Зоологический институт РАН. Все полученные замечания и пожелания будут учтены в будущем, в случае переработки и переиздания данного определителя.

МОРФОЛОГИЯ ВЗРОСЛОГО НАСЕКОМОГО

К отряду Diptera относят насекомых с передней мембранозной парой крыльев (редко бескрылых), жужжальцами на месте задней пары крыльев, колющим или лижущим хоботком, полным превращением и исходно безногой личинкой. Наличием только передней пары крыльев и жужжалец двукрылые насекомые легко отличимы от преобладающего большинства других представителей класса. Своеобразные колбовидные органы, называемые *жужжальца*, обычно сохраняются и у бескрылых форм, что позволяет их легко диагностировать как представителей этого отряда. Размеры имаго двукрылых очень варьируют. Наиболее крупные достигают 2-5 см в длину, наиболее мелкие – мельче 0.5 мм. Различают два основных типа строения тела: более стройные с длинными ногами и длинными антеннами (их обычно называют *комары* или, мелких, *комарики)*, более коренастых с более короткими ногами и антеннами называют *мухи* или (мелких) – *мушки* (рис. 1, 2). Первый тип строения обычен среди Nematocera, хотя представители таких семейств как Simuliidae, Thaumaleidae, некоторые Psychodidae и Bibionidae имеют довольно коренастое тело и относительно короткие антенны и ноги. Второй тип строения обычен среди Brachycera Orthorrhapha и Cyclorrhapha, хотя в семействах Tanypezidae, Micropezidae обычны формы с длинным ногами.

Тело двукрылого насекомого разделяется на 3 отдела: *голову*, *грудь* и *брюшко*. Каждый из отделов имеет специфические придатки. *Голова* по своему происхождению состоит из нескольких (не менее 6) сегментов, но у всех насекомых, в том числе и у двукрылых, не сохраняется следов сегментации. Голова представлена единой более или менее округлой капсулой (рис. 4-7). Боковые части головы заняты сложными глазами. Сверху между глазами расположен *лоб*, его верхняя часть обозначается как *темя*. Нижняя граница лба определяется положением *антенн*. Часть головы ниже антенн обозначается как *лицо*. От лица швом отделен *клипеус*, который иногда называют еще *прелабрум*. Нижнюю часть головы занимает ротовая впадина. Боковые стороны головы ниже глаз называются *щеки*. Задняя часть головы выпуклая, плоская или вогнутая (у Bombyliidae и Pipunculidae) называется *посткраниум*. Она имеет в центре затылочное отверстие. Верхняя часть задней поверхности головы выше затылочного отверстия называется собственно *затылок*, а нижняя – *защечная часть*.

Ротовые части модифицированы и образуют *хоботок* (рис. 8). Некоторые двукрылые не питаются в имагинальном состоянии, и хоботок у них в той или иной степени редуцирован, иногда до полного отсутствия. Хоботок

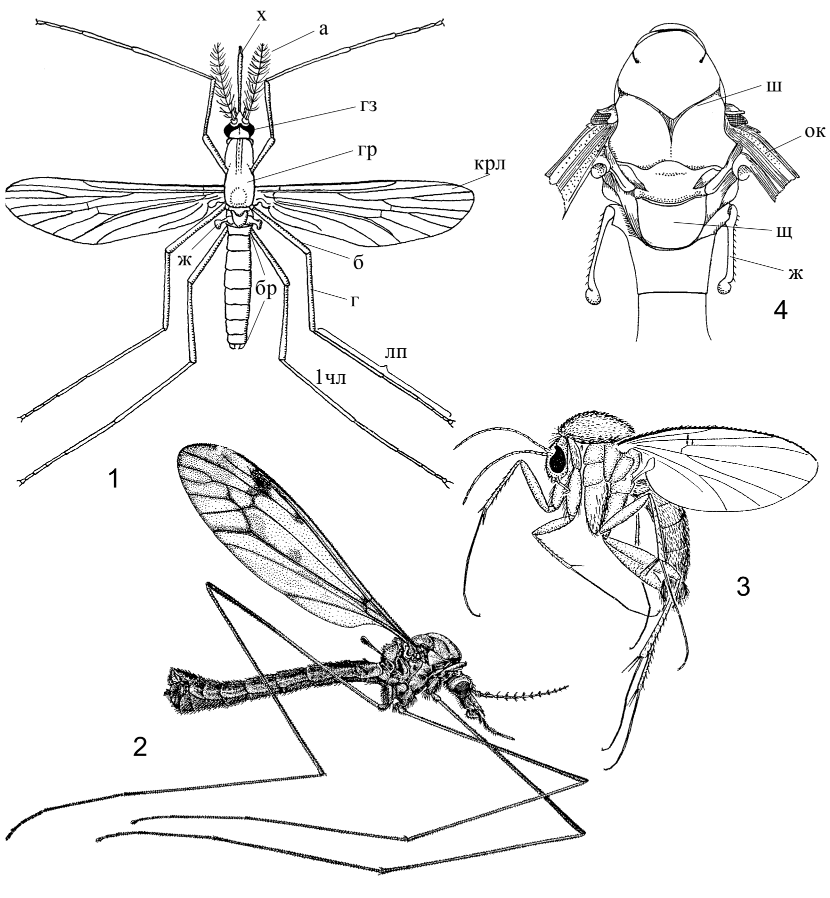


Рис. 1. Строение тела длинноусого двукрылого (комара):

1 – кровососущий комар Culicidae, вид сверху; *2* – комар-долгоножка Tipulidae, *Tipula* Linnaeus, вид сбоку; *3* – грибной комар Mycetophilidae, *Sciophila* Meigen, вид сбоку; *4* – грудь Tipulidae с *Y*-образным швом.

3 – по: Савченко, 1964; 3 – по: Зайцев, 1994.

представлен двумя основными типами: колюще-сосущий у кровососов и хищников и лижуще-сосущий у остальных форм. Хоботок исходно состоит из двух парных элементов (*мандибул* и *максилл*) и трех непарных: *верхней губы* (*лабрум*), *гипофаринкса* и *нижней губы* (*лабиум*). Вентральная часть верхней губы иногда выделяется как отдельная часть – *эпифаринкс*, который образует верхнюю часть пищевого канала. Лабрум может быть мягким и мем-

бранозным, или у кровососущих и хищных форм сильно склеротизованным заостренным и даже несущим зубцы. Нижняя часть пищевого канала образована гипофаринксом, он обычно содержит слюнной канал. Гипофаринкс также может быть заостренным или зазубренным на вершине у кровососов и хищников. Функционирующие мандибулы имеются только у кровососущих и хищных форм, причем у кровососов – только у самок; у самцов они либо крошечные и не функционируют, либо (Tabanoidea) отсутствуют вовсе. У большинства двукрылых мандибулы отсутствуют у обоих полов. Функционирующие мандибулы, кроме кровососов, имеются также у Tanyderidae, Blephariceridae, Psychodidae и большинства семейств Culicomorpha. У кровососущих Diptera все ротовые части вытянуты, заострены и используются для прокола кожи жертвы. У разных групп кровососов разные части ротового аппарата вводятся в рану. У Culicidae 6 стилетов: 2 мандибулы, 2 максиллы, лабрум и гипофаринкс вводятся в ранку; у Simuliidae и Ceratopogonidae в ранку не вводится лабрум. У Tabanidae прорезание кожи в основном производят стилетоподобные мандибулы. Из двух лопастей максиллы у Diptera сохраняется только *лациния*. Максилла несет *щупик*, он состоит из 5 члеников у большинства Nematocera, из 2 члеников у Brachycera – Orthorrapha и из 1 членика у Cyclorrhapha. Щупик может совсем отсутствовать, у многих форм он подвержен половому диморфизму и часто у самцов более крупный в более густом опушении. Нижняя губа (лабиум) обычно охватывает все остальные части ротового аппарата. Лабиум исходно состоит из *постментума*, который сильно редуцирован или отсутствует, и *прементума* (*тека*, часть *гаустеллума*). Дистальный конец прементума несет *лабеллы*, которые происходят из двусегментных нижнегубных (лабиальных) щупиков. Два сегмента сохраняются у некоторых примитивных Nematocera: Tanyderidae, Blephariceridae. На внутренней поверхности лабеллумов расположены каналы *псевдотрахей*, их может быть от 1 до 40. Замыкательный аппарат псевдотрахей зубчатый или шиповидный. Псевдотрахеи расположены продольно, а у высших двукрылых – чаще поперечно или радиально. У кровососущих форм из высших Diptera (например, Stomoxidini из Muscidae) лабеллы сильно редуцированы и имеют *престомальные зубцы*, с помощью которых разрывается кожа жертвы. У двукрылых, которые не являются кровососами или хищниками и к которым относится большинство видов, лабеллы мягкие, пронизаны псевдотрахеями. Они прикладываются к жидкой пище (нектар, медвяная роса, выделения растений, слизистые выделения животных, капельки крови и другие жидкости), которая всасывается через псевдотрахеи. Сухая пища предварительно смачивается и размягчается выделяющейся слюной. Кроме того, некоторые двукрылые заглатывают и твердую пищу, например, пыльцевые зерна высших растений (некоторые Syrphidae).

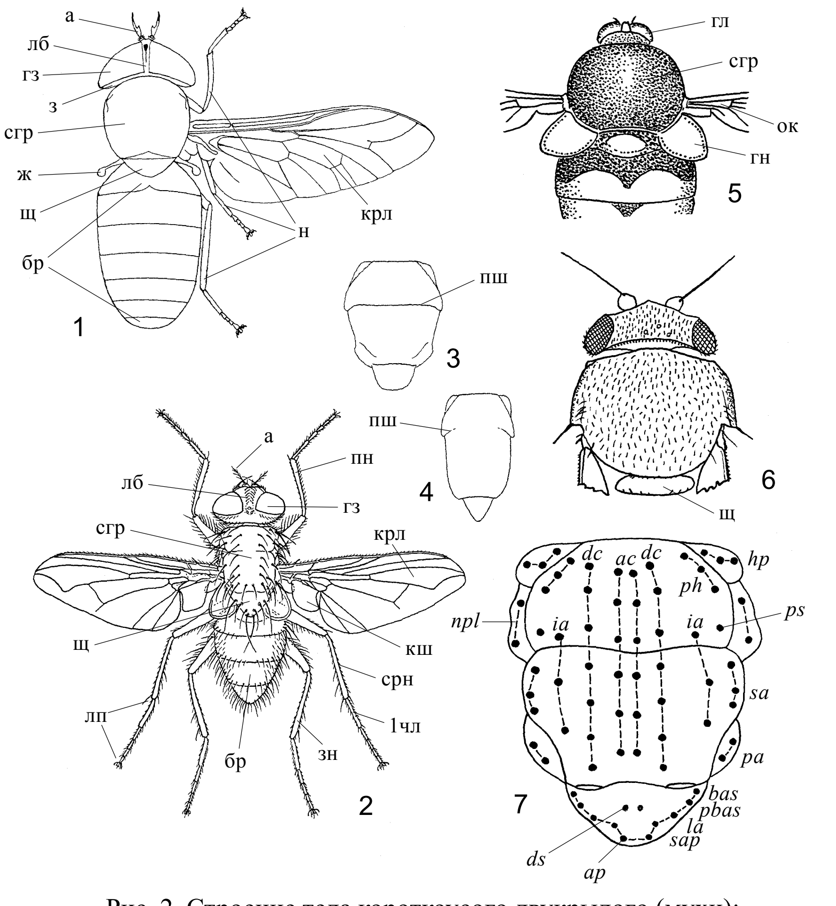


Рис. 2. Строение тела короткоусого двукрылого (мухи):

1 – слепень Tabanidae, вид сверху; *2* – настоящая муха Muscidae, вид сверху; *3* – грудь мухи с непрерванным поперечным швом; *4* – то же с прерванным поперечным швом; *5* – муха-шаровка Acroceridae, вид сверху; *6* – Aenigmatiidae, голова и грудь сверху; *7* – грудь высшего двукрылого сверху с расположением щетинок.

1 – по: Виолович, 1968.

Сложные глаза могут занимать всю боковую поверхность головы или (у некоторых норных и пещерных форм) сильно сокращены в размере. Половой диморфизм в строении глаз часто встречается у двукрылых. В некоторых случаях глаза самцов более крупные, чем у самок. Сложные глаза состоят из отдельных *фасеток*, или *омматидиев*. Между ними могут отходить волоски, иногда короткие и редкие, иногда длинные и густые; такие глаза

обозначаются как *опушенные*. Часто самцы имеют глаза опушенные, а самки – голые или самцы – длинно опушенные, а самки – коротко опушенные. Фасетки по размеру могут быть одинаковыми или верхние фасетки глаза более крупные, чем нижние, причем переход от верхних крупных к мелким нижним фасеткам может быть постепенным или между ними проходит резкая граница (например, у некоторых Stratiomyidae). Обычно различие по размеру фасеток сложных глаз имеется у самцов. Иногда передние фасетки более крупные, чем задние (например, у Aulacigastridae). Глаза могут соприкасаться на лбу, особенно часто это бывает у самцов; такие глаза называются *голоптическими*. Глаза, разделенные широкой полосой лба, называют *дихоптическими*. В некоторых семействах (Blepharoceridae, Thaumaleidae, Bombyliidae, Acroceridae, Pipunculidae) глаза голоптические у самцов и самок. У Acroceridae глаза могут соприкасаться как над антеннами, так и под ними. У некоторых Synneuridae и Anthomyiidae глаза у самок также почти соприкасаются. Иногда глаза сливаются, образуя *глазной мостик* выше антенн на дорсальной стороне головы (некоторые Cecidomyiidae, большинство Sciaridae) или, реже, на вентральной стороне головы (Nymphomyiidae). Голоптические глаза у самцов имеются обычно в тех группах, которым свойственно роение и спаривание в полете. Иногда у некоторых Blepharoceridae, Axymyiidae и Cecidomyiidae глаза часто могут быть разделены полоской, не содержащей омматидиев, на вентральную и дорсальную части.

Простые глазки представлены чаще всего в количестве 3; они обычно расположены треугольником в верхней части лба на слегка приподнятом глазковом бугорке. Иногда передний, реже два задние или все три глазка, отсутствуют (Tipulidae, Limoniidae, Thaumaleidae, Psychodidae, Culicidae, Dixidae, Chaoboridae, Simuliidae, Ceratopogonidae, Chironomidae, некоторые Acroceridae, Pyrgotidae).

На голове расположены парные сенсорные членистые придатки – *антенны*, или *усики*. Их строение у двукрылых очень разнообразно (рис. 9, 10). Они состоят из основного членика, *скапуса*, второго членика (*педицеля*) и так называемого жгутика – *флагеллума*, число члеников которого весьма сильно варьирует. Скапус обычно очень короткий, иногда редуцирован и плохо виден, особенно у высших двукрылых. Педицель у некоторых Nematocera иногда увеличен и удлинен; он содержит джонстонов сенсорный орган, который воспринимает движение жгутика. Педицель сверху у некоторых Cyclorrhapha несет продольный шов. У Nematocera исходно жгутик состоит из 14 члеников, у примитивных Brachycera – из 8, у Asilomorpha – из 3 и у Cyclorrhapha – из 4 члеников. Строение члеников жгутика очень разнообразно. Членики жгутика у Nematocera могут быть тонкими цилиндрическими, более короткими массивными, нести 1 или несколько выростов

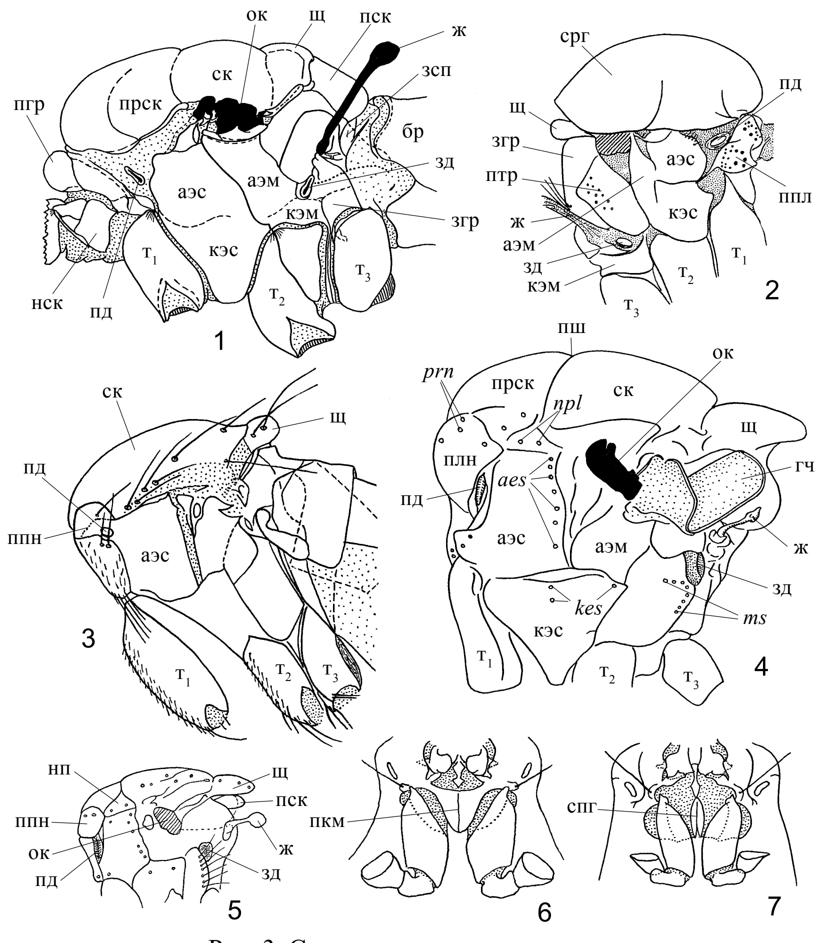


Рис. 3. Строение груди двукрылых:

1 – Tipulidae сбоку; *2* – Mycetophilidae, сбоку; *3* – Phoridae, сбоку; *4* – Calliphoridae, расположение щетинок на бочках груди; *5* – Tachinidae, сбоку; *6* – передняя часть груди снизу с прекоксальным мостом, *7* – то же с раздельными стернитом и плеврами.

2 – по: Зайцев, 1994.

(тогда антенны называются *гребневидными* – некоторые Tipulidae, Rhachiceridae), иметь 1 или 2 округлых расширения (*четковидные* антенны); иногда (Thaumaleidae) вершинные членики могут быть сильно сужены по сравнению с основными члениками жгутика. Членики жгутика часто покрыты короткими или очень длинными волосками, и тогда антенны называ-

ются *перистыми* (например, у самцов Culicidae и Chironomidae). У Cecidomyiidae членики жгутика могут нести петлевидные сенсорные нити.

У низших короткоусых двукрылых членики жгутика объединены и неподвижны относительно друг друга, хотя границы между ними могут сохраняться. Такой жгутик называется *кольчатым*. В ходе дальнейшей эволюции все членики жгутика постепенно сливаются и редуцируются. У высших короткоусых Diptera 1-й членик жгутика обычно увеличен и обозначается как *первый флагелломер* (ранее обозначался как 3-й членик антенны), а остальные сильно редуцированы и превращены в палочковидный придаток – *стилус* или нитевидный придаток – *аристу*. Стилус может состоять из 1-2 члеников; ариста у Cyclorrhapha состоит из 3 члеников, но у Syrphoidea и у некоторых Empidoidea – из 2. Очень редко стилус и ариста могут быть также редуцированы (Scenopinidae, Cryptochetidae, некоторые Phoridae). Стилус располагается обычно на вершине 1-го членика флагеллума (первого флагелломера) или вблизи нее, а ариста – как на вершине, так и на дорсальной стороне. Ариста может быть голой, коротко или длинно опушенной (перистой) или нести несколько длинных редких лучей на дорсальной и вентральной или только на дорсальной стороне. Иногда (некоторые Chloropidae) ариста утолщенная и уплощенная и при этом голая или опушенная.

Лоб располагается в верхней части головы между сложными глазами, его нижней границей служит место отхождения антенн. У Nematocera и Brachycera – Orthorrapha лоб представляет собой более или менее равномерно склеротизованную пластинку. У Cyclorrhapha Schizophora над основаниями антенн проходит так называемый *шов птилинума*. Вторично он утрачен лишь у некоторых Sciomyzidae. *Птилинум* – образование, подобное мешку: он выворачивается и раздувается от нагнетаемой гемолимфы в период, когда муха вылупляется из пупария. Используя гидравлическую силу при нагнетании лимфы в птилинум, муха разламывает пупарий, а также пробирается через окружающий грунт или другие вещества. В течение всей остальной жизни птилинум бывает втянутым внутрь головы и не виден. Остается только арковидной формы шов над основаниями антенн, спускающийся вниз на лицо; он обычно называется *дуговидный шов* (рис. 7, *2-4*). Пластинка, лежащая между дуговидным швом и основаниями антенн, называется *лунула*; она хорошо видна у некоторых двукрылых (например, Agromyzidae).

Центральная часть лба у Schizophora обычно более или менее мембранозная и образует лобную полоску. С боков имеются более склеротизованные *фронтоорбитальные* пластинки (*орбиты*, *парафронтальные* пластинки). Они либо идут вдоль края глаза по всему лбу, либо более укорочены и могут разделяться на *верхние орбитальные пластинки*, расположенные по

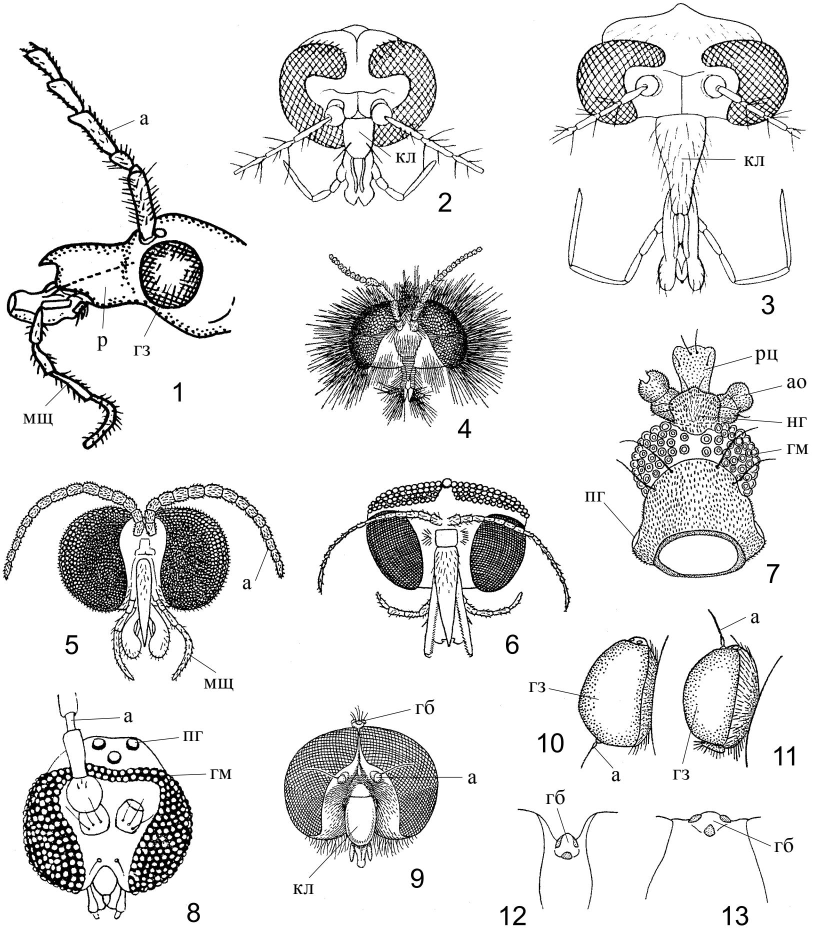


Рис. 4. Строение головы двукрылых:

1 – Tipulidae, сбоку; *2* – Corethrellidae: *Corethrella* Coquillett, спереди; *3* – Chaoboridae: *Eucorethra* Unterwood, спереди; *4-6* – Blephariceridae: *4* – *Hopalotrix* Hermann, самец, *5*, *6* – *Blepharicera* Macquart: *5* – самец, *6* – самка; *7* – Nymphomyiidae, вентрально; *8* – Sciaridae, спереди; *9* – Rhagionidae: *Crysophilus* Macquart, спереди; *10*, *11* – Acroceridae: *10* – *Ogcodes* Latreille, *11* – *Acrocera* Meigen; *12* – Asilidae, часть лба; *13* – Therevidae, часть лба. *2,3 – по: Edwards, 1932; 6 – по: Макаркин, 1999; 8 – по: Zilahi-Sebess, 1960.*

сторонам от глазкового треугольника, и *нижние фронтальные пластинки*. Фронтальные пластинки иногда сильно увеличены (например, у Tephritidae).

Очень существенно для определения двукрылых (особенно высших), расположение на голове щетинок и склеритов (рис. 7, *1*). На темени, по сторонам от глазкового бугорка, располагаются *наружные* и *внутренние теменные щетинки* (vte и vti), реже – еще *паратеменные*, позади глазков – *постоцеллярные* или *затеменные* щетинки, а между задними и передним глазками – *глазковые* щетинки; иногда (Thyreophoridae) они сдвинуты вперед. Постоцеллярные щетинки могут иметь различное направление; они бывают дивергирующие (расходящиеся), конвергирующие (сходящиеся) или даже перекрещивающиеся и параллельные. Их направление важно при определении семейств Acalyptrata.

Щетинки, расположенные на лобной полосе, называют *интерфронтальными*. Они могут быть представлены и простыми волосками. Иногда (некоторые Chloropidae и Milichiidae) центральная часть лба занята большим *глазковым* (иногда называется *лобным*) треугольником. На лбу вдоль края глаз расположены *фронтоорбитальные щетинки*. Они разделяются на *орбитальные*, располагающиеся на орбитальных пластинках, и *фронтальные*, на фронтальных пластинках. Среди орбитальных и фронтальных щетинок различают также еще *верхние* и *нижние орбитальные*, и, соответственно, *верхние* и *нижние фронтальные*. У семейств Acalyptrata фронтальные щетинки отходят латеральнее, чем орбитальные, а у Calyptrata, напротив, они отходят медиальнее орбитальных. Направление этих щетинок может быть различным: они бывают наклонены в стороны, к средней линии, назад и вперед. В некоторых случаях щетинки сокращаются до небольших волосков или вообще отсутствуют. Кроме орбитальных щетинок, могут быть представлены более мелкие *орбитальные волоски* (например, у Agromyzidae).

Лицо расположено ниже антенн, и его нижний край образован границей ротовой впадины. У большинства Nematocera оно практически отсутствует. У кровососущих Nematocera (Culicidae, Ceratopogonidae, Simuliidae) и Tabanidae) эту часть головы занимает большой клипеус. У большинства Diptera средняя часть лица занята лицевой пластинкой, которая ограничена лобно-щечным, или фронтогенальным швом. У Schizophora дуговидный шов проходит снаружи от фронтогенального шва и образует *парафациалии*. Полоса между парафациалиями и фронтогенальным швом выпуклая и называется *лицевым*, или *вибриссальным гребнем*; внизу он заканчивается *вибриссальным углом*, который несет одну или несколько *вибриссальных щетинок*. Лицевой гребень и парафациалии также несут щетинки; у Tachinidae щетинки на лицевом гребне называются *суправибриссальными*.

Лицевая пластинка может иметь две углубленные борозды или ямки, в которых как бы частично скрыты антенны. Посередине их разделяет *лицевой*

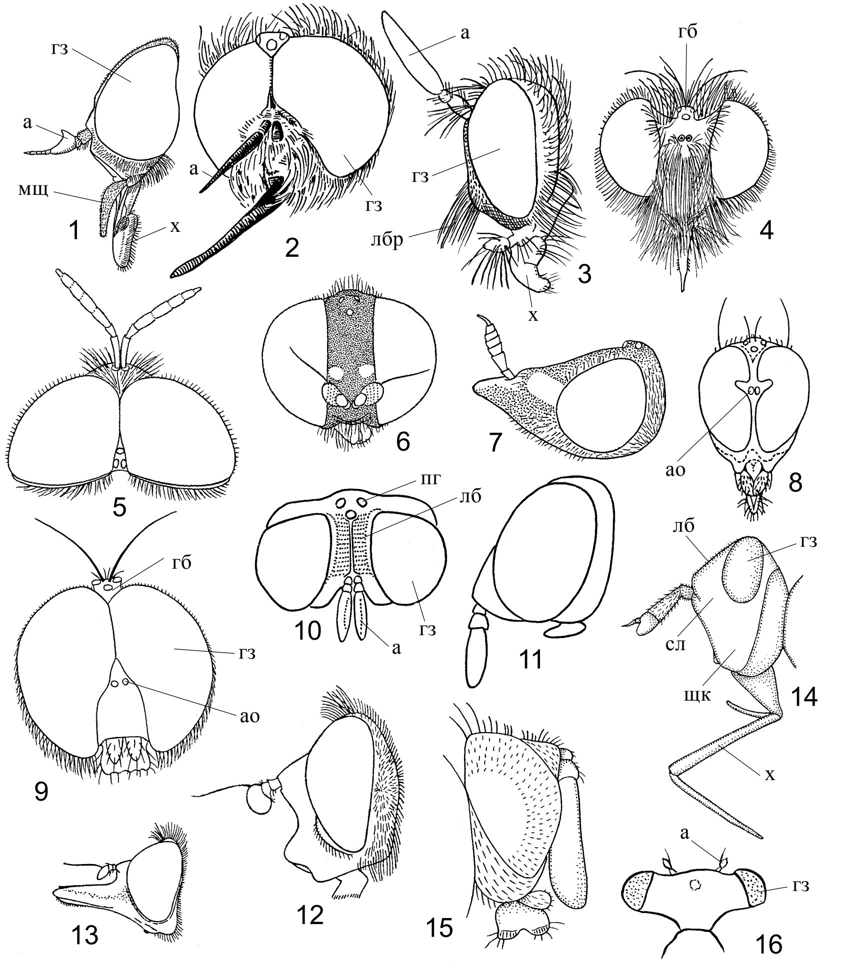


Рис. 5. Строение головы двукрылых:

1 – Tabanidae, *Tabanus* Linnaeus; *2* – Usiidae: *Geron* Meigen; *3*, *4* – Asilidae: *Ancylorrhynchus* Latreille; *5-7* – Stratiomyidae: *5* – *Stratiomys* Geoffroy, самец, *6* – *Sargus* Fabricius, самка, *7* – *Nemotelus* Geoffroy, самка; *8* – Hybotidae: *Crossopalpus* Bigot; *9* – Dolichopodidae, *Diaphorus* Meigen; *10*, *11* – Scenopinidae, *Scenopinus* Latreille; *12*, *13* – Syrphidae: *Pocota* Le Peletier de St. Fargean et Audinet Serville; *13* – *Rhingia* Scopoli; *14* – Conopidae, *Myopa* Fabricius; *15* – Cryptochetidae: *Cryptochetum* Rondani; *16* – Diopsidae: *Sphyrocephala* Say. На рис. 2, 5, 9 – глаза голоптические.

киль. Иногда лицо сильно выпуклое (например, у Ephydridae) или может нести 1 или 2 бугорка, как у Syrphidae или Drosophilidae.

Части головы сбоку под глазами носят название *щеки*. Они состоят из собственно щеки и узкой полосы снизу, которую обозначают как *субгена*, или *подщека*. Задняя часть этой области обозначается как *постгена*. На переднем углу щеки расположена вибриссальная щетинка, или *вибрисса*, а далее на щеке так называемые *субвибриссальные щетинки*.

Нижняя часть головы занята субкраниальной полостью; в нее втягивается хоботок у форм с втяжным хоботком, т.е. у большинства высших Diptera. У форм с колющим хоботком, кровососов (Culicidae, Ceratopogonidae, Simuliidae, Tabanidae) и некоторых хищников (Asilidae) субкраниальная полость неразвита. У Tipulidae, Limoniidae и близких семейств нижняя часть головы вытянута в удлиненный *рострум*.

Грудь состоит из 3 сегментов: *переднегрудь*, *среднегрудь* и *заднегрудь* (рис. 2, 3). Из них среднегрудь – наибольшая по объему; к ней причленяется единственная у двукрылых пара крыльев, и она содержит крыловую мускулатуру. Дорсальная часть переднегруди (*переднеспинка*) разделяется на переднюю и заднюю части. Передняя часть (*пронотум*) лучше развита у Nematocera, задняя часть (*постпронотум*) – у высших двукрылых. Постпронотум плотно прилегает к среднеспинке и обозначался ранее как *плечевые бугорки*. У высших двукрылых постпронотум виден сверху как две части, прилегающие с боков к среднеспинке. Латеральная часть переднегруди (*проплевры*) разделяется у высших двукрылых на переднюю часть (*проэпистерн*) и заднюю (маленький *проэпимер*). Шов между ними плохо выражен. Оба склерита несут щетинки – *проэпистернальные* и *проэпимеральные* (или *стигматикальные*). В плеврах переднегруди расположены *передние дыхальца*. Они лежат в месте соединения проэпистерна переднегруди и анэпистерна среднегруди. Как и у всех насекомых, истинные переднегрудные дыхальца отсутствуют, и это – дыхальца среднегруди, которые сдвинуты вперед. Вентральный склерит переднегруди (*простернум*) делится на собственно простернум, переднюю часть и заднюю часть (*базистернум*). Простернум может быть отделен мембраной от плевральных склеритов или соединен с ними, образуя склеротизованный *прекоксальный мост*, проходящий между тазиками передних ног (рис. 3, *6*, *7*).

Почти вся дорсальная часть груди занята дорсальным склеритом среднегруди (*среднеспинкой*). Она делится на *прескутум*, *скутум*, *щиток* (*скутеллум*) и *постнотум*, включая *постскутеллум*. Считается, что последний происходит из межсегментального *акротергита*. У Tachinidae и в некоторых других семействах эта часть груди сильно развита. Что касается истинного прескутума, то, по мнению некоторых диптерологов, он редуцирован у Diptera. Его остатком считают так называемый *паратергит*, представленный у многих Nematocera и Brachycera Orthorrhapha. Скутум разделен *попе-*

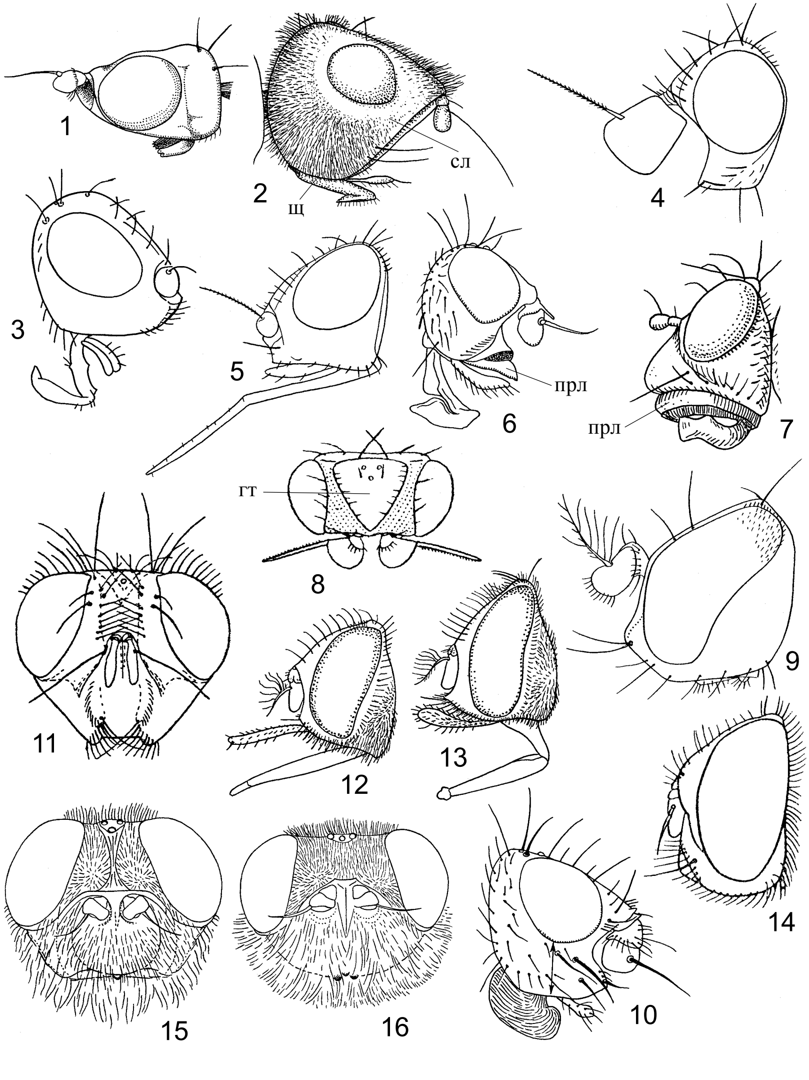


Рис. 6. Строение головы высших двукрылых:

1 – Micropezidae: *Micropeza* Meigen; *2* – Thyreophoridae: *Thyreophora* Meigen; *3* – Tethinidae: *Tethina* Haliday; *4*, *5* – Milichiidae: *4* – *Phyllomyza* Fallén, *5* – *Leptometopa* Becker; *6* – Dryomizidae: *Dryomyza* Fallén; *7* – Ephydridae: *Halmopota* Haliday; *8* – Chloropidae: *Elachiptera* Macquart; *9* – Stenomicridae: *Stenomicra* Coquillett; *10* – Coelopidae; *Coelopa* Meigen; *11* – Calliphoridae; *12*, *13* – Muscidae: *12* – *Lyperosia* Rondani, *13* – *Haematobia* Robineau-Desvoidy; *14* – Tachinidae; *15*, *16* – Hypodermatidae: *Hypoderma* Latreille; *16* – *Oedemagena* Latreille.

речным швом, который начинается с боков, несколько впереди оснований крыльев, и идет к середине. Хорошо развит прямой поперечный шов в семействах Calyptrata; у преобладающего большинства акалиптратных семейств он только намечен и не выражен в центральной части скутума (рис. 2, *3*, *4*). У Tipulidae, Limoniidae, и Tanyderidae шов скутума имеет характерную *V*-образную форму; его ветви начинаются от основания крыльев (рис. 1, *4*). Несколько похожее по форме *Y*-образное вдавление имеется у Ptychopteridae, однако его ветви начинаются не у основания крыльев, а в передней части среднеспинки у постпронотума. На среднеспинке некоторых Nematocera имеются еще некоторые швы: *парапсидальные швы* хорошо видны у Psychodidae, *медиальный шов* – у Chironomidae и Chaoboridae, также у Psychodidae и некоторых Bibionomorpha. На скутуме высших двукрылых выделяются задние, несколько вздутые углы скутума, называемые *закрыловые бугорки*. Они находятся впереди и по сторонам *скуто-скутеллярного шва*, разделяющего скутум и скутеллум. *Предкрыловые бугорки* расположены с боков скутума сразу позади поперечного шва. Область, лежащая с боков скутума впереди основания крыльев и несколько углубленная, носит название *нотоплевры*. В этой части груди у Nematocera располагаются *паратергиты*. Щиток отделен от скутума скуто-скутеллярным швом. Щиток – обычно выпуклое, полукруглое или треугольное образование. За щитком расположен постнотум; он нередко у некоторых Nematocera очень большой. Постнотум состоит из средней части, *медиотергита*, и двух *латеротергитов* с боков. Медиотергит обычно вогнутый, у Chironomidae и Chaoboridae он имеет срединную бороздку. Передняя часть медиотергита образует постскутеллум. Латеротергиты разделены на верхнюю часть (*анатергит*) и нижнюю (*катергит*), которая расположена впереди от основания жужжалец.

У высших двукрылых скутум покрыт крепкими щетинками, имеющими большое значение при определении, но обычно рангов ниже, чем семейство. По средней линии проходит 2 (иногда больше, до 10) ряда *акростихальных щетинок* (рис. 2, *7*). По отношению к поперечному шву они разделяются на *предшовные* и *зашовные акростихальные щетинки*. Акростихальные щетинки у многих (особенно мелких) форм имеют вид волосков. Латерально от них проходит по ряду обычно более крепких и длинных *дорсоцентральных щетинок*, которые также разделяются поперечным швом на *предшовные* и *зашовные*. Еще латеральнее проходит *интраалярный* ряд щетинок и за ним – *супраалярный* ряд щетинок. Между дорсоцентральными и интераалярными рядами позади, перед границей со щитком, расположена *интерпосталярная* щетинка. На постпронотуме (плечевых бугорках) расположены передние и задние *постпронотумные* щетинки. На нотоплев-

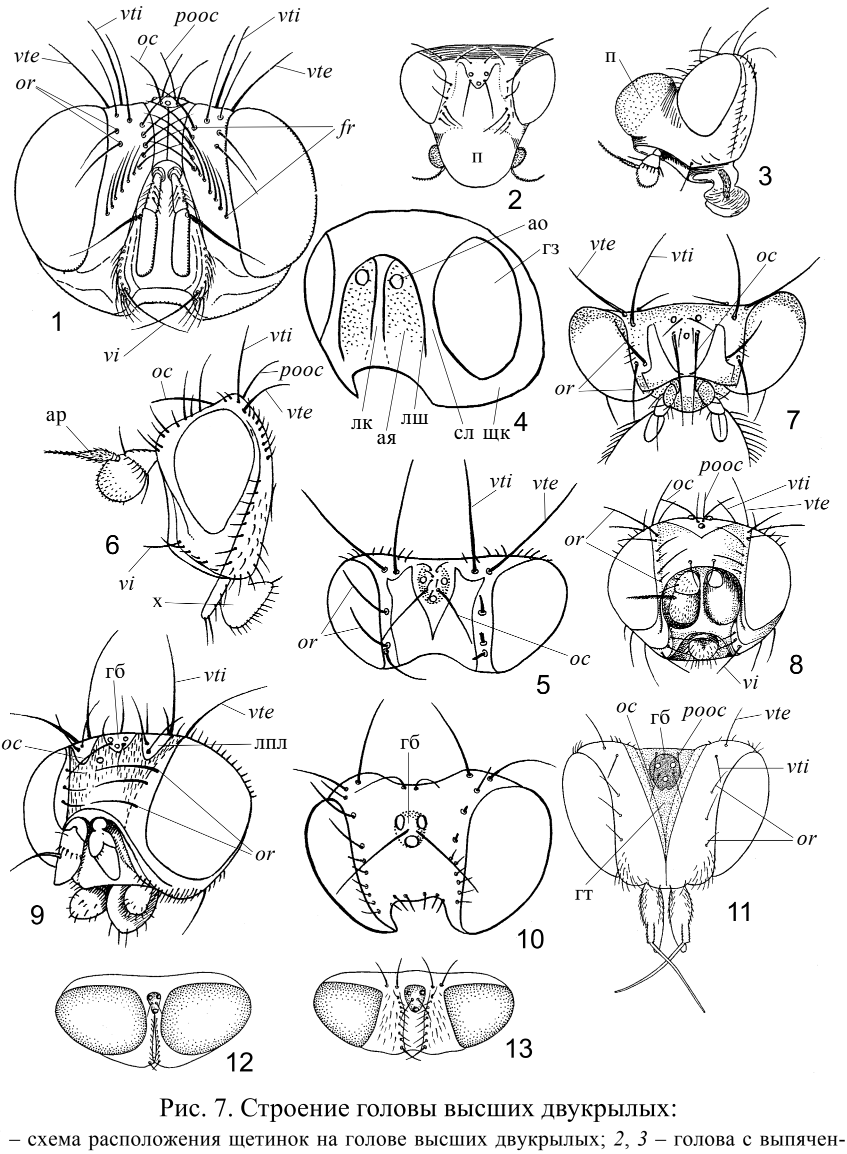


Рис. 7. Строение головы высших двукрылых:

1 – схема расположения щетинок на голове высших двукрылых; *2*, *3* – голова с выпяченным лобным пузырем (птилинумом): *2* – сверху, *3* – сбоку; *4* – голова спереди, антенны не изображены; *5* – Heterocheilidae; *6* – Odiniidae, *Neoalticomerus* Hendel; *7* – Ephydridae: *Dichaeta* Meigen; *8* – Milichiidae: *Phyllomyza* Fallén; *9* – Carnidae: *Meoneura* Rondani; *10* – Strongylophthalmyiidae: *Strongylophthalmyia* Hendel; *11* – Chloropidae: *Stenophthalmus* Becker; *12*, *13* – Muscidae: *Musca* Linnaeus: *12* – самец, *13* – самка.

12, 13 – по: Зимин, 1951.

ральном вдавлении – передние и задние *нотоплевральные* щетинки, на постаплярных бугорках – *посталярные* щетинки.

Щиток по краю несет в средней части *апикальные скутеллярные* щетинки, затем ближе к основанию идут *субапикальные* и *базальные скутеллярные* щетинки. Щетинки, расположенные на поверхности щитка, называются *дискальными скутеллярными*.

Боковая область среднегруди называется *плевры*. Плевральный продольный шов разделяет их на *мезоэпистерн* и *мезоэпимер*, причем для плевр среднегруди приставка мезо- обычно опускается. Плевральный шов прямой у большинства Nematocera и зигзагообразный у высших Diptera. Поперечный *анаплевральный* шов делит эпистерн на верхнюю часть – *анэпистерн* (ранее обозначался как *мезоплевры*) и нижнюю – *катэпистерн* (ранее обозначался как *стерноплевры*). Катэпистерн лежит между тазиками передних и средних ног. Эпимер разделен трансэпимеральным швом на верхнюю часть – *анэпимер* (ранее *птероплевры*) и нижнюю – *катэпимер*. Последний представлен обычной узкой полоской, лежащей вдоль *мерона*. Если эти два склерита слиты, то общий склерит называют *мероплейритом*. Мерон развит у многих семейств Nematocera (например, у Tanyderidae, Ptychopteridae, Blepharoceridae и Axymyiidae), в то же время у других Nematocera (Mycetophilidae, Sciaridae, Cecidomyiidae) он сильно редуцирован. У Calyptrata мерон отделен от катэпимера углублением, называемым *коксоплевральной полосой*. Все части плевр могут нести щетинки и волоски, которые называют по месту их нахождения на определенном склерите. Особое значение для определения семейств Calyptrata имеют щетинки на мероне: они находятся над задними тазиками.

Стернит среднегруди у большинства Diptera редуцирован до узкой погруженной внутрь тела фрагмы, но бывает виден у Nymphomyiidae, Deutrophlebiidae, некоторых Blephariceridae, Axymyiidae и некоторых Tipulidae и Limoniidae.

Заднегрудь редуцирована у двукрылых, и метанотум обычно не виден снаружи. Он связывает среднегрудной постнотум с 1-м брюшным сегментом и представлен узкой полоской, соединяющей основания жужжалец. Только у немногих Coenomyiidae и Psychodidae он более широкий. Плевральная часть заднегруди представлена метаплеврами, разделяющимися на *метэпистерн*, лежащий впереди, и *метэпимер* позади. Метэпимер прилегает к 1-му сегменту брюшка. Если брюшко стебельчатое, то метэпимеры обоих сторон слиты позади основания задних тазиков, образуя *посткоксальный мост*. *Заднегрудные дыхальца* лежат позади мерона среднегруди, между ними и основаниями жужжалец. Стернит заднегруди (*метастернум*)

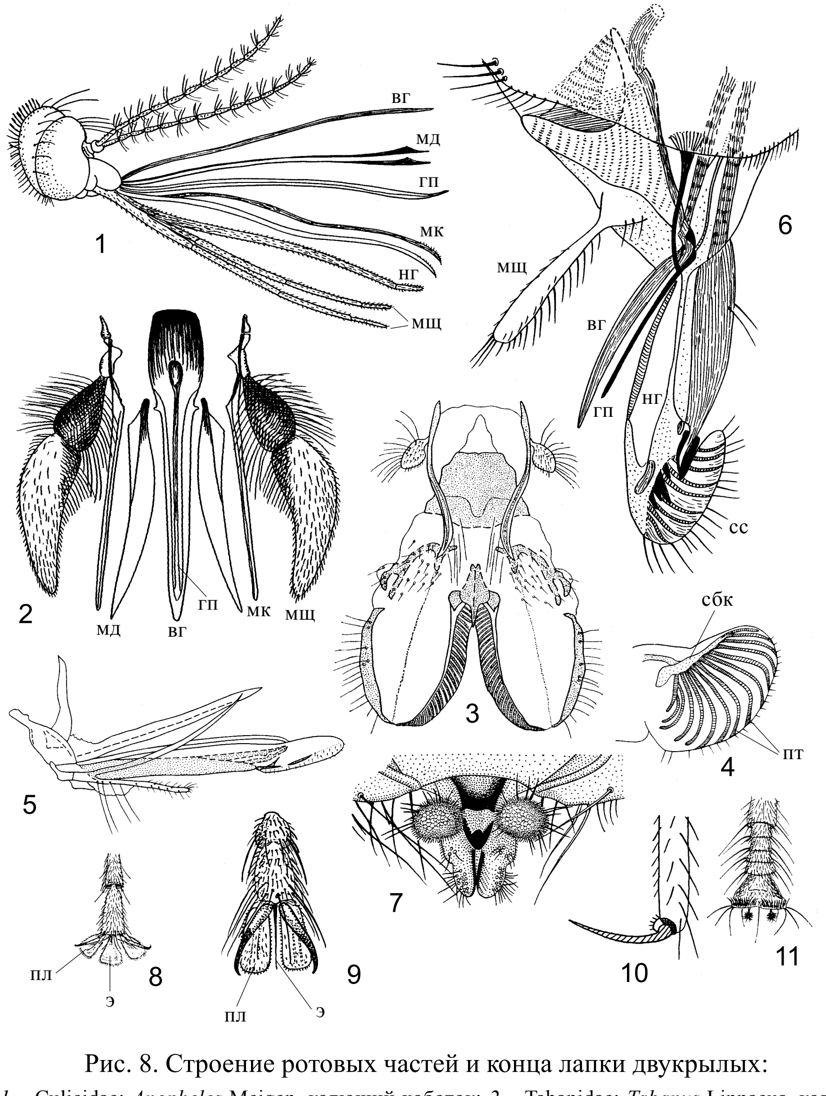


Рис. 8. Строение ротовых частей и конца лапки двукрылых:

1 – Culicidae: *Anopheles* Meigen, колющий хоботок; *2* – Tabanidae: *Tabanus* Linnaeus, колющий хоботок, расчленен; *3-5* – Bombyliidae: *3* – *Anthrax* Scopoli, нижняя губа, *4* – сосательная лопасть, часть нижней губы, *5* – *Conophorus* Meigen; *6* – Scathophagidae: *Scathophaga* Meigen, лижущий хоботок; *7* – Hypodermatidae: *Oedemagena* Latreille, рудиментарный ротовой аппарат; *8* – конец лапки с коготками, пулвиллами и лопастевидным эмподиумом; *9* – то же со щетинковидным эмподиумом; *10* – то же только с коготками без пулвилл; *11* – лапка Braulidae: *Braula* Nitsch.

3-5 – по Зайцев, 1992.

так же, как и мезостернум, представлен внутренней фрагмой, но он виден у Nymphomyiidae и Deuterophlebiidae.

Дорсально к среднегруди причленяются крылья, к заднегруди – жужжальца, а вентрально – ко всем трем сегментам ноги. Основание крыльев окружают маленькие склериты: *субалярный склерит* и так называемая *большая ампула*. Жилкование крыльев имеет важное значение для определения семейств двукрылых. На крыле в основании различают *аксиллярную* область, содержащую аксиллярные пластинки, затем более или менее суженную часть крыла – основание крыла и собственно крыловую пластинку. Она более или менее треугольная по форме, ее передний край называют *костальным*. Задняя часть крыла, позади всех жилок, обозначается как *анальная лопасть*. От нее в основании крыла отделена небольшая лопасть (*крылышко*) и далее идут две чешуйки: *верхняя*, или *крыловая*, и *нижняя*, или *грудная*. Для наименования жилок применяется система Карпентера. По этой системе в крыле насекомого различают 6 первичных жилок (рис. 11): *костальную* (*C*), *субкостальную* (*Sc*), *радиальную* (*R*), *медиальную* (*M*), *кубитальную* (*Cu*) и *анальную* (*A*). Каждая из этих жилок исходно состоит из 2 ветвей – выпуклой по отношению к поверхности крыла и вогнутой. Их обозначают, прибавляя буквы *A* для передней жилки и *P* для задней (например, *CuA* и *CuP)*. Обычно эти буквы сохраняются в отряде двукрылых только у системы кубитальных жилок. Каждая из ветвей может далее еще ветвиться и отдельные жилки могут исчезать или сливаться с другими. Жилкование крыла в пределах отряда изменяется очень сильно (рис. 11-27). В основном плане двукрылых выделяют следующие жилки. По переднему краю крыла проходит костальная жилка; она иногда обходит все крыло, но по заднему краю крыла бывает более тонкая. Костальная жилка (*C*) усажена мелкими волосками, иногда может нести шиповидные щетинки (особенно у некоторых семейств Acalyptrata). Хетотаксия костальной жилки довольно разнообразна, и этот признак используется в филогенетических построениях. У высших двукрылых в основании по переднему края крыла имеется *тегула* и *базикоста*.

У ряда семейств из Acalyptrata костальная жилка имеет утончения или перерывы, обычно один или два. Один из них располагается у впадения в костальную субкостальной или (если вершина субкостальной редуцирована) радиальной и называется *субкостальным*; другой расположен дистальнее плечевой жилки (*h*) и называется *плечевым*. Плечевая поперечная жилка соединяет костальную жилку с субкостальной и расположена вблизи основания крыла. Может быть еще один (третий) перерыв, встречающийся редко; он располагается проксимальнее плечевой поперечной жилки и называется *костагиальным*. За костальной жилкой следует субкостальная жилка (*Sc*), которая впадает в костальную посередине или в передней трети кры-

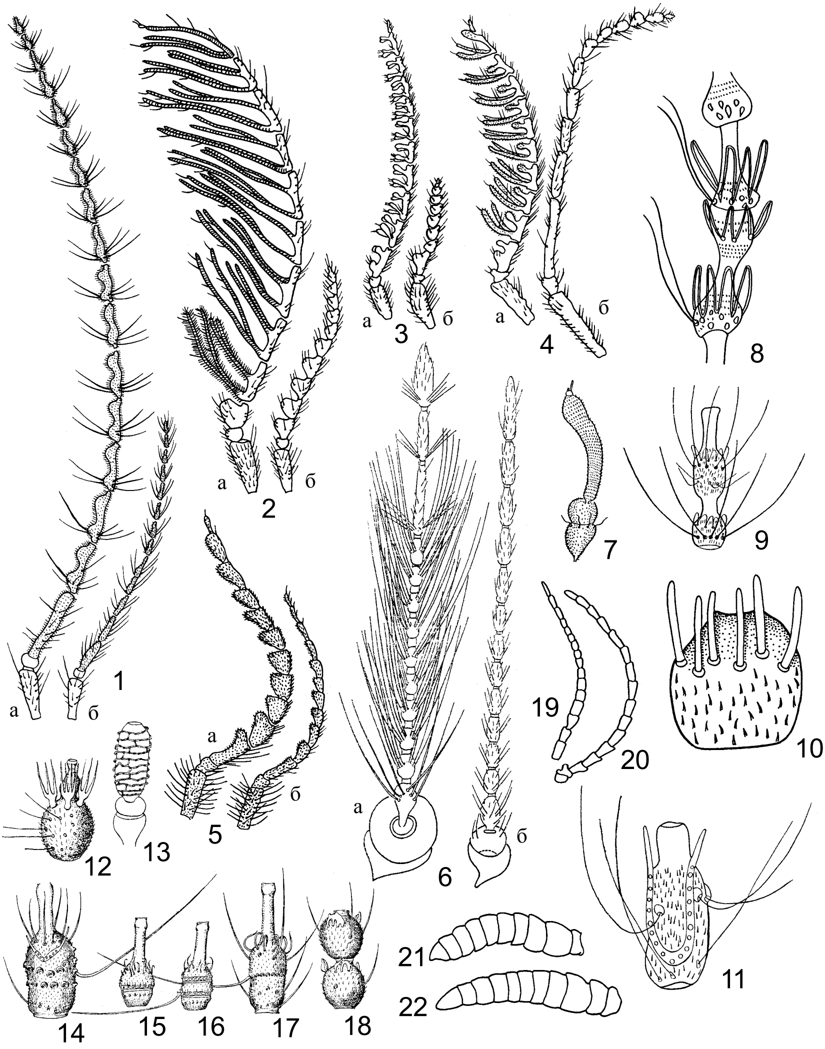


Рис. 9. Строение антенн длинноусых двукрылых:

1-5 – Tipulidae: *1* – *Nephrotoma* Meigen, *2* – *Ctenophora* Meigen, *3* – *Phoroctenia* Coquillett, *4* – *Tanyptera* Latreille, *5* – *Prionocera* Loew; *6* – Ceratopogonidae: *Culicoides* Latreille; *7* – Nymphomyiidae: *Nymphomyia* Tokunaga; *8-18* – Cecidomyiidae, членики жгутика с различными сенсорными нитями; *19* – Mycetophilidae; *20* – Anisopodidae; *21* – Bibionidae; *22* – Simuliidae.

а – самец, б – самка.

6 – по: Глухова, 1989; 7 – по: Макарченко, 1999; 12-18 – по: Rübsaamen, Hedike, 1925.

ла. Иногда субкостальная жилка оканчивается свободно, не доходя до костальной, реже как бы впадает в следующую за ней радиальную (Tipulidae, часть Agromyzidae). Субкостальная жилка может быть соединена с последующей радиальной жилкой отдельной поперечной жилкой, обозначенной как *Sc-R*. Иногда некоторые авторы обозначают ее как Sc_2. Иногда *Sc* полностью редуцирована. Система радиальных жилок (*R*) начинается одним стволом, который в дальнейшем может разделяться трижды. Первая ответвляющаяся жилка обозначается как радиус первый (R_1), остальные – как сектор радиуса (*Rs*). При полном развитии имеется 4 жилки сектора радиуса, обозначаемые как R_2, R_3, R_4, R_5. Такое генерализованное состояние сохраняется у Tanyderidae и Psychodidae; у остальных двукрылых сохраняются три, две или даже одна ветвь сектора радиуса. С системой медиальных жилок их соединяет поперечная *r-m* (ранее обозначаемая как *ta*, т.е. передняя поперечная жилка). Основание общего ствола медиальных жилок атрофировано, и они как бы отходят от последующих кубитальных. Считается, что из двух первичных ветвей медиальной жилки у двукрылых сохраняется только задняя медиальная; передняя медиальная остается в основании крыла в виде небольшого отростка. Медиальная жилка имеет 3 ветви: M_1, M_2 и M_3. Между M_2 и M_3 проходит поперечная жилка, обозначаемая как *m-m* (ранее обозначалась как *tp* или *m-cu*). Передняя кубитальная жилка имеет две ветви, обозначаемые как *CuA1* и *CuA2*. Жилка *CuP* идет позади *CuA2*, близко от нее и никогда не достигает края крыла. За системой кубитальных жилок идут (в генерализованном состоянии) две анальные жилки: *A1* и *A2*. Последняя оканчивается, не достигая края крыла, у всех Diptera, кроме Tipulidae и Trichoceridae. *A1* у многих полная и достигает края крыла, но часто сокращена или совсем редуцирована (Syrphidae, Chloropidae и др.). Имеется в основном плане еще одна поперечная жилка *m-cu*, соединяющая систему медиальных и кубитальных жилок. Она расположена ближе к основанию крыла, чем поперечная *m-m*.

У некоторых Nematocera и Brachycera – Orthorrhapha у переднего края крыла имеется *птеростигма*, утолщенная или пигментированная область, называемая иногда *глазок*. Птеростигма расположена у впадения R_1 в костальную жилку. У Syrphidae и некоторых Conopidae имеется ложная жилка, пересекающая поперечную *r-m*. Ложные жилки имеются и у некоторых семейств Nematocera.

Между жилками крыла располагаются ячейки. Их названия образуются обычно от названий соответствующих жилок. Позади костальной жилки расположена *костальная ячейка* (*c*), позади субкостальной жилки – *субкостальная ячейка* (*sc*). В ветвях радиальных жилок – *радиальные ячейки*; их наибольшее число 5: r_1, r_2, r_3, r_4, r_5. Далее по краю крыла следуют *медиальные*

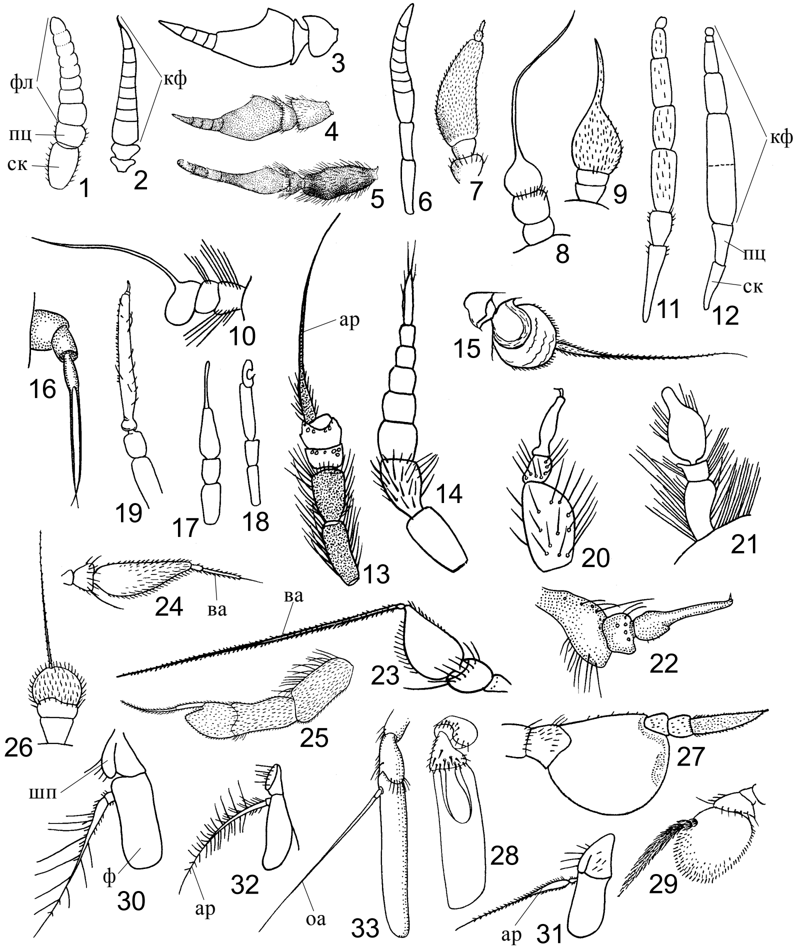


Рис. 10. Строение антенн короткоусых двукрылых:

1 – Xylophagidae: *Xylophagus* Meigen; *2* – Xylomyidae: *Xylomya* Rondani; *3-6* – Tabanidae: *3* – *Tabanus* Linnaeus, *4* – *Atylotus* Osten-Sacken, *5* – *Haematopota* Meigen, *6* – *Chrysops* Meigen; *7* – Hilarimorphidae: *Hilarimorpha* Schiner; *8-10* – Rhagionidae: *8* – *Chrysopilus* Macquart, *9* – *Ptiolina* Zetterstedt, *10* – *Symphoromyia* Frauenfeld; *11-15* – Stratiomyidae: *11* – *Odonthomyia* Meigen, *12* – *Adoxomyia* Kertész; *13* – *Chloromyia* Duncan, *14* – *Lasiopa* Brullé, *15* – *Pachygaster* Meigen; *16* – Acroceridae: *Pterodontia* Gray; *17*, *18* – Asilidae: *17* – *Dioctria* Meigen, *18* – *Asilus* Linnaeus; *19-22* – Bombyliidae: *19* – *Bombilius* Linnaeus, *20* – *Conophorus* Meigen, *21* – *Prorachthes* Loew, *22* – *Oestranthrax* Bezzi; *23* – Hybotidae: *Drapetis* Meigen; *24* – Empididae: *Trichina* Meigen; *25*, *26* – Dolichopodidae: *25* – *Hygroceleuthus* Loew, *26* – *Medetera* Fischer; *27* – Syrphidae: *Pelecocera* Meigen; *28* – Cryptochetidae: *Cryptochetum* Rondani; *29* – Chloropidae: *Melanochaeta* Bezzi; *30-32* – Anthomyiidae: *30* – *Acroptena* Pokorny, *31* – *Leucophora* Robineau-Desvoidy, *32* – *Delia* Robineau-Desvoidy; *33* – Tachinidae.

ячейки; их наибольшее число 3: m_1, m_2, m_3. За ними идут две *кубитальные ячейки*: передняя кубитальная (*cua1*) и задняя кубитальная ячейка (*cup*) (ранее *cup* обозначалась как анальная ячейка – *a*). Форма и размер задней кубитальной ячейки очень часто используются при определении двукрылых. Она часто замкнута, так как *CuA2* впадает в *A1*, а не достигает края крыла. Эта ячейка длинная у многих Brachycera – Orthorrhapha, Syrphidae, Conopidae, короткая у Empididae, многих Muscomorpha; иногда она с острым углом (Tephritidae, Otitidae и др.), иногда очень маленькая и видна только в основании крыла; часто у многих Acalyptrata она отсутствует вовсе. Последняя из радиальных ячеек, медиальные ячейки и передняя кубитальная ячейка ранее обозначались как *закрыловые ячейки* – *p*, их наибольшее число 5. Их число также используется при определении семейств Brachycera – Orthorrhapha. В основании крыла, между радиальным и медиальными стволами, лежит *передняя основная*, или *базальная радиальная ячейка* (*br*); дистально ее замыкает поперечная *r-m*. Позади передней основной, между медиальным и кубитальным стволами, лежит *задняя основная*, или *базальная медиальная ячейка* (*bm*). Ее дистально замыкает поперечная жилка *m-cu*. Ближе к вершине, т.е. в середине крыла между стволами медиальных жилок, лежит *дискоидальная ячейка*; ее дистально замыкает поперечная *m-m*. Таким образом, исходно у двукрылых имеются 3 ячейки в основании крыла; из них наиболее дистальная – истинная дискоидальная ячейка (*d*). Однако у некоторых Nematocera и Brachycera – Orthorrhapha и у всех Muscomorpha образуется дискоидальная медиальная, или *дискомедиальная ячейка* (*dm*). Эта ячейка образуется вследствие того, что жилка M_3 исчезает или объединяется с поперечной *m-m*, образуя заднюю поперечную жилку *dm-cu* (ранее *tp*) и соединяется с *CuA1* вблизи ее основания, а ячейка m_3 исчезает. Дистально ячейку *dm* замыкает поперечная *dm-cu*, а не *m-m*, так как она соединяет *M* и *CuA1*, а не M_2 и M_3, ибо M_3 редуцирована.

Поверхность крыла покрыта *микротрихиями*, но некоторые их части у отдельных семейств бывают голые. На жилках могут быть расположены крупные щетинки; особенное значение имеют шиповидные щетинки, расположенные на костальной жилке и щетинки на R_1. У некоторых Culicidae и Psychodidae на жилках расположены чешуйки. Крыловая мембрана может быть прозрачная, неокрашенная, сплошь сероватая или коричневатая до почти черной или иметь различный рисунок из темных полос и пятен. Окрашенные с рисунком крылья характерны для отдельных семейств, например, Tephritidae, Pyrgotidae, Otitidae; у других семейств обычно имеются отдельные пятна (Heleomyzidae, Opomyzidae).

Крылья заднегруди у двукрылых превращены в *жужжальца*. Они служат балансирующим органом, и их происхождение связывается с приспо-

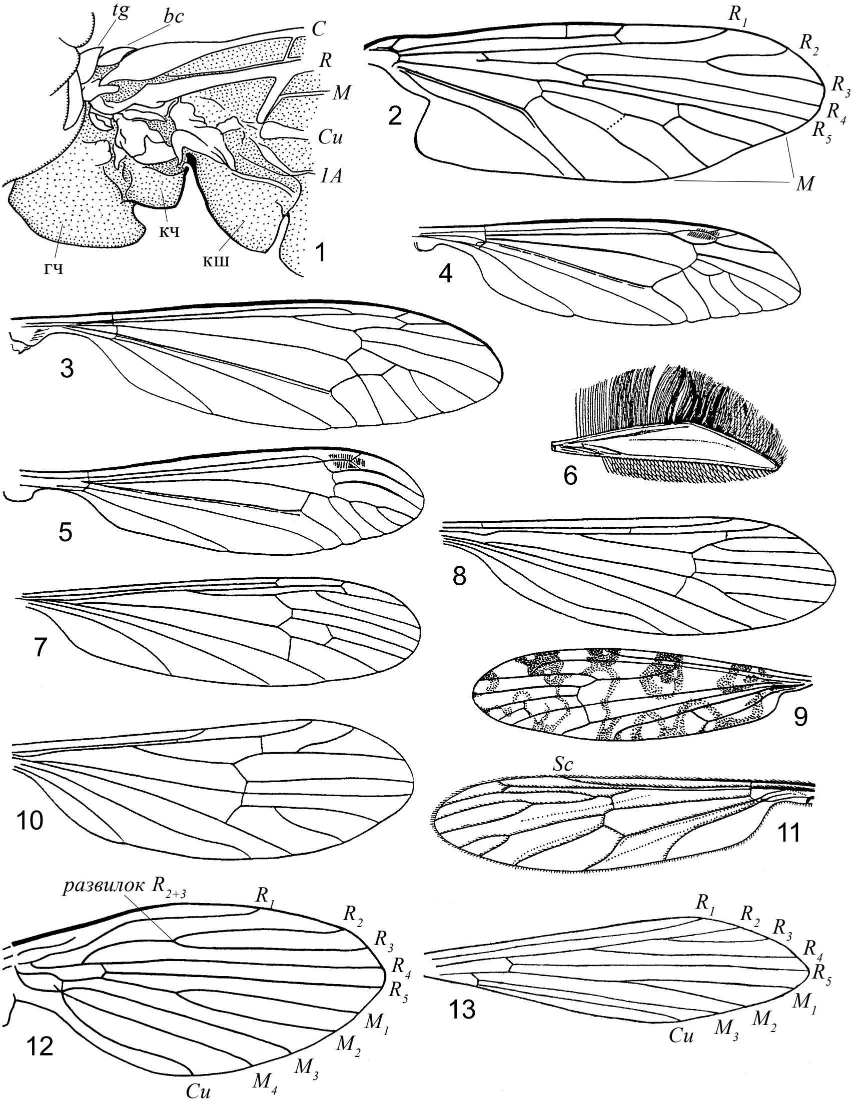


Рис. 11. Строение крыльев двукрылых:

1 – Основная часть крыла с аксиллярными склеритами и основаниями стволов; *2* – Tanyderidae; *3-5* – Tipulidae: *3* – *Tipula* Linnaeus, *4* – *Nephrotoma* Meigen, *5* – *Dolichopeza* Curtis; *6* – Nymphomyiidae: *Nymphomyia* Tokunaga; *7-10* – Limoniidae: *7* – *Lipsotrix* Loew, *8* – *Erioptera* Meigen, *9* – *Dicranomyia* Stephens, *10* – *Empeda* Osten-Sacken; *11* – Ptychopteridae: *Ptychoptera* Meigen; *12* – Psychodidae: *Telmatoscopus* Eaton; *13* – Phlebotomidae: *Plebotomus* Rondani.
6 – по: Макарченко, 1999; 13 – по: Перфильев, 1937.

соблением к брачному роению. Жужжальце делится на основание, стебелек и более или менее округлую головку. Жужжальца бывают светлыми или темными до черных. Жужжальца содержат многочисленные сенсиллы и хордотональные органы. У некоторых двукрылых крылья редуцируются, однако жужжальца обычно остаются, но иногда редуцируются и они. Различают несколько типов редукции крыльев. У *стеноптерных форм* крылья превращены в узкую полоску вдоль костальной жилки, только радиальные жилки сохраняются (некоторые Opomyzidae). У *брахиптерных форм* крылья короткие и широкие, короче брюшка. У *микроптерных форм* от крыльев остаются только крошечные придатки со следами жилок. У *аптерных форм* крылья сокращены до чешуек без следов жилок. Может наблюдаться диморфизм или полиморфизм по редукции крыльев. В таких случаях в популяции отдельные индивидуумы (как самцы, так и самки) имеют редуцированные в различной степени крылья (например, у *Conioscinella zetterstedti* Andersson из Chloropidae, *Tipula pagana* Edwards из Tipulidae). Иногда крылья могут быть редуцированы только у самок (например, Aenigmatiidae, некоторые Sciaridae, Cecidomyiidae). У некоторых двукрылых, особенно паразитических, крылья обламываются по специальному шву, когда мухи попадают на хозяина (некоторые Carnidae, Hippoboscidae).

Нога состоит из ряда члеников, подвижно сочлененных между собой. Начиная от стенки тела идет *тазик*, *вертлуг* (*трохантер*), *бедро*, *голень* и *лапка*, почти всегда состоящая из 5 члеников. Тазики обычно короткие; передние тазики бывают более вытянутые, а иногда (Mycetophilidae) все тазики удлинены. Тазики задних ног разделены на переднюю часть (собственно тазик) и заднюю – мерон, который более или менее соединен с эпимероном. Трохантер – небольшой членик, неподвижно соединенный с бедром. Бедро – длинная и обычно более или менее толстая часть ноги. Бедра могут иметь бугорки, шипы, выросты и щетинки, особенно часто на передних и задних ногах. Задние бедра у некоторых форм более сильно утолщены, чем передние и средние. На средних бедрах иногда расположены особые органы из увеличенных или измененных щетинок, например, у некоторых Chloropidae. На задних бедрах подобные органы у Agromyzidae и Chamaemyiidae связаны со стридуляцией. Голени обычно такой же длины, как бедра, но более тонкие. Они также могут быть вооружены шипами и щетинками, часто только у самцов (например, у Sepsidae). На вершине голеней у многих двукрылых расположены шпоры. У Bibionidae вершинные шпоры на передних голенях необычайно велики: они могут достигать длины самой голени. У некоторых Muscomorpha на голенях располагаются крупные щетинки; их название определяется положением на передней, дорсальной, вентральной, переднедорсальной, заднедорсальной, передневентральной или задневентральной по-

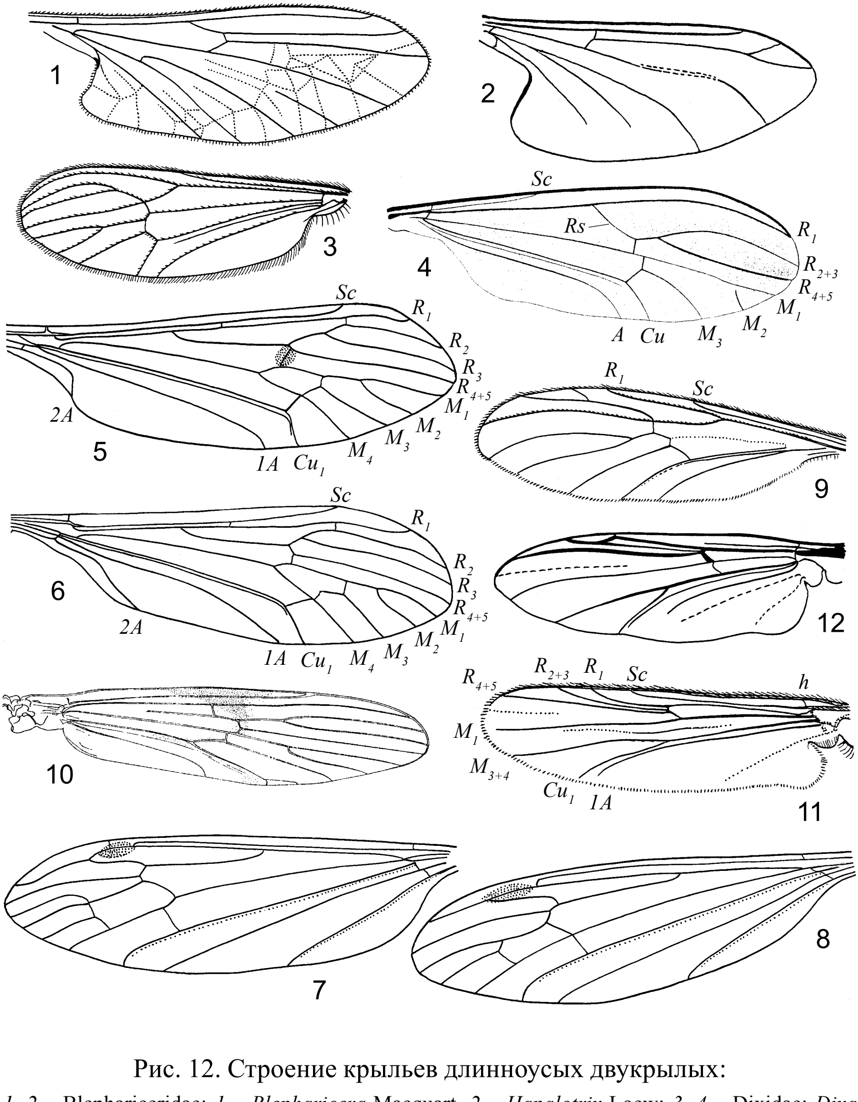


Рис. 12. Строение крыльев длинноусых двукрылых:

1, *2* – Blephariceridae: *1* – *Blepharicera* Macquart, *2* – *Hapalotrix* Loew; *3*, *4* – Dixidae: *Dixa* Meigen, *4* – *Dixella* Dyar et Schannon; *5*, *6* – Trichoceridae: *5* – *Trichocera* Meigen, *6* – *Diazosma* Bergroth; *7*, *8* – Cylindrotomyidae: *7* – *Cylindrotoma* Schummel, *8* – *Diogma* Edwards; *9* – Pachyneuridae: *Pachyneura* Zetterstedt; *10* – Chaoboridae: *Chaoborus* Lichtenstein; *11*, *12* – Chironomidae: *11* – *Camptocladius* v.d. Wulp, *12* – *Procladius* Skuze.

4 – по: Edwards, 1932; 10 – по: Saether, 1972.

верхностях голени. Для определения некоторых семейств серии Acalyptrata важно наличие отдельно торчащей *предвершинной дорсальной щетинки* на всех голенях или только на средних. На задних голенях Chloropidae, Sepsidae, Dolichopodidae расположены сенсорные или производящие секрет органы. У некоторых представителей Empididae (Ocydromyinae) подобные органы найдены на передних голенях.

У преобладающего большинства двукрылых лапки состоят из 5 члеников. Первый членик обычно более длинный и часто называется *метатарзус*, или *базитарзус*. У Sphaeroceridae, части Bibionidae и некоторых других первый членик задних лапок утолщен. У многих Cecidomyiidae первый членик очень короткий и более или менее слит со вторым. Иногда членики лапок могут быть уплощены (Platypezidae и др.). Членики лапок (особенно у самцов) могут быть видоизменены, вооружены гребнями щетинок, длинными волосками, особенно на передних и задних ногах, но иногда и на средних; наиболее часто это затрагивает первый членик. Редукция числа члеников лапок, характерная для многих, в основном бегающих насекомых (жуки, клопы), у двукрылых встречается очень редко: она отмечена у некоторых Cecidomyiidae, Sciaridae и Phoridae.

На вершине последнего членика лапки располагается *акропод*. Он представлен парой коготков; под ними располагаются мягкие лопасти – *пульвиллы*. Между ними находится щетинковидный или лопастевидный, сходный с пульвиллами, непарный *эмподий*. В последнем случае под коготками насчитываются 3 присоски одинаковой формы (рис. 8, *8*, *9*). Они служат для прочного сцепления с поверхностью и снабжены полыми волосками, которые секретируют вязкое вещество. У Tipulomorpha эмподий отсутствует, и имеется мешковидная срединная лопасть – *аролиум*. У некоторых паразитических форм коготки имеют мощные зубцы для прикрепления к шерсти хозяина (Hippoboscidae, Nycteribiidae, Braulidae).

Ноги у двукрылых преимущественно ходильные; у некоторых (Tipulidae, Limoniidae, Cecidomyiidae, Micropezidae, Tylidae) очень длинные и тонкие, у Tipulidae и Limoniidae легко обламываются. Считается, что длинные ноги у некоторых мелких комаров (например, Cecidomyiidae) увеличивают поверхность тела и облегчают их перенос воздушными потоками. Утолщенные задние бедра (некоторые Chloropidae, Syrphidae, Megamerinidae и др.) содержат развитую мускулатуру и, по-видимому, дают их обладателям возможность совершать прыжки. У некоторых хищных форм (некоторые Ceratopogonidae, Empidoidea, *Ochthera* из Ephydridae и др.) передние ноги хватательные; передние бедра у них сильно развиты и снабжены характерными щетинками и выростами. В строении ног часто появляется половой диморфизм. У самцов в ряде семейств (Sepsidae, Sciomyzidae, Scathophagidae,

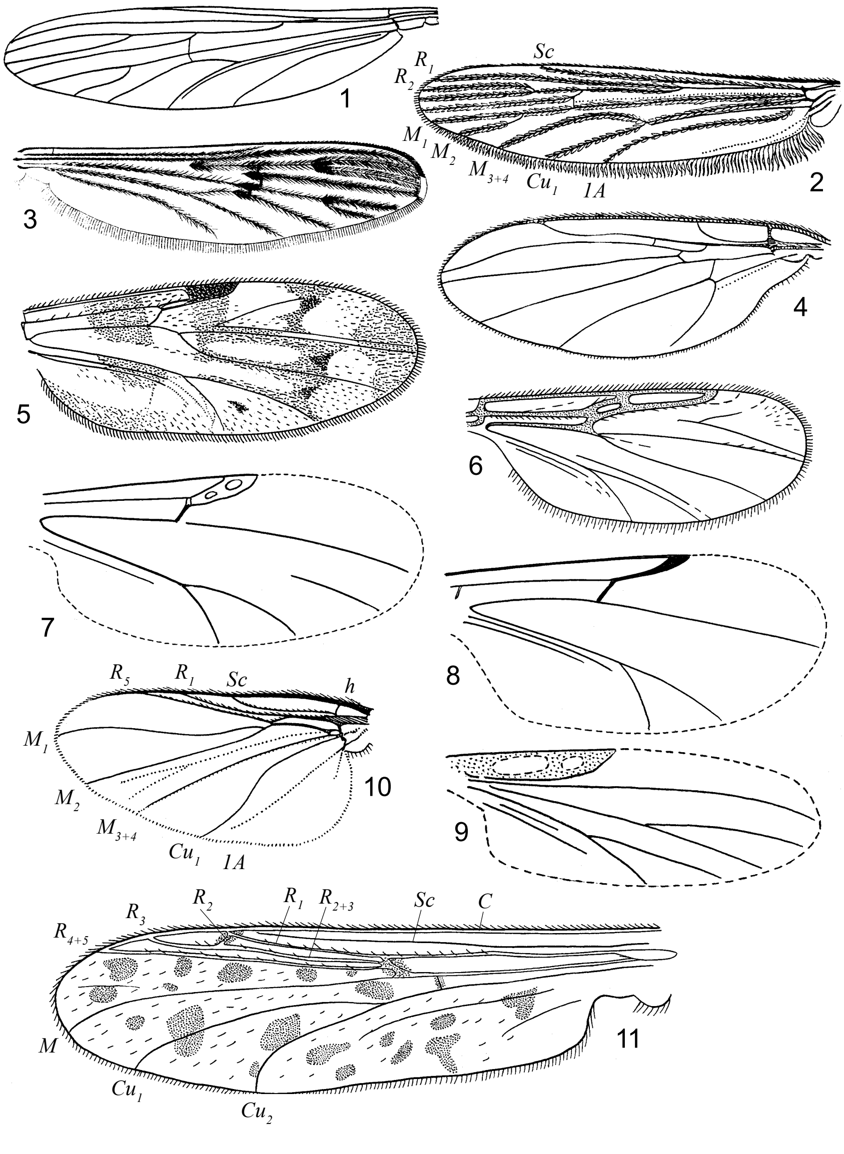


Рис. 13. Строение крыльев длинноусых двукрылых:

1-3 – Culicidae: *1* – *Culiseta* Felt, *2* – *Culex* Linnaeus, *3* – *Anopheles* Meigen; *4* – Thaumaleidae: *Thaumalea* Ruthe; *5-8* – Ceratopogonidae: *5* – *Culicoides* Latreille, *6* – *Atrichopogon* Kieffer, *7* – *Ceratopogon* Meigen, *8* – *Stilobezzia* Kieffer; *9* – Leptoconopidae: *Leptoconops* Skuse; *10* – Simuliidae: *Simulium* Latreille; *11* – Chironomidae: *Pelopia* Meigen.

Muscidae и др.) имеются специальные выросты и щетинки на передних и задних ногах (чаще на бедрах и голенях), с помощью которых самка удерживается при копуляции.

Брюшко у двукрылых исходно состоит из 11 сегментов, причем от 11-го сегмента остаются только рудименты в виде церок и ануса, и их обозначают как *проктигер*. Базальную часть брюшка (обычно более широкую и состоящую из 1-5 или 1-6 сегментов) называют *преабдомен*. Остальные сегменты образуют *постабдомен*, он содержит копулятивный аппарат. Более четко различие между преабдоменом и постабдоменом проявляется у высших двукрылых.

Каждый сегмент брюшка состоит из дорсальной пластинки, или *тергита*, и стернальной пластинки, или *стернита*. Тергит и стернит соединены между собой плевральной мембраной. Тергиты у многих двукрылых заходят на вентральную сторону брюшка, особенно это характерно для Calyptrata. У некоторых из них тергит почти окружает сегмент (например, у некоторых Tachinidae). Тергит 1-й обычно укорочен, плотно соединен, а у высших двукрылых слит с тергитом 2-м в единый *синтергит*, причем сбоку видны шов или щель. Также редуцируется стернит 1-й, или он сливается со стернитом 2-м. Иногда сливаются между собой некоторые тергиты (например, у Ptychopteridae, Cryptochetidae, Tachinidae, Chloropidae). Исходное число брюшных дыхалец у Diptera – 8 пар, и такое число сохраняется в некоторых семействах (Tipulidae, Limoniidae, Bibionidae, Chironomidae, Thaumaleidae, Stratiomyiidae, Scenopinidae, Rhagionidae, Mydidae, Asilidae), но обычно представлены только 7 пар дыхалец, однако 6-я и 7-я пара исчезают у некоторых Nymphomyiidae, Deuterophlebiidae, Psychodidae. У самцов многих Schizophora могут отсутствовать 6-я и 7-я пары дыхалец или только 7-я; часто 6-я и 7-я пары дыхалец у них сближены (например, у Chloropidae). Обычно дыхальца расположены в мембране у края тергита, но иногда располагаются в тергите (например, у Calyptrata). У самок некоторых Calyptrata 7-е дыхальце смещено.

Тергиты и стерниты брюшка покрыты волосками и щетинками. Иногда на боках брюшка, на тергитах или плевральной мембране имеются стридуляционные видоизмененные щетинки или шипики (Agromyzidae, Tephritidae, Chamaemyiidae). На переднем крае стернитов располагаются особые сенсорные щетинки – *трихоидные сенсиллы*; они часто сохраняются даже в том случае, если стерниты редуцируются. У самцов некоторых высших двукрылых (особенно у Calyptrata), 5-й стернит брюшка сильно видоизменяется; он снабжен выростами и щетинками и составляет часть копулятивного аппарата самца.

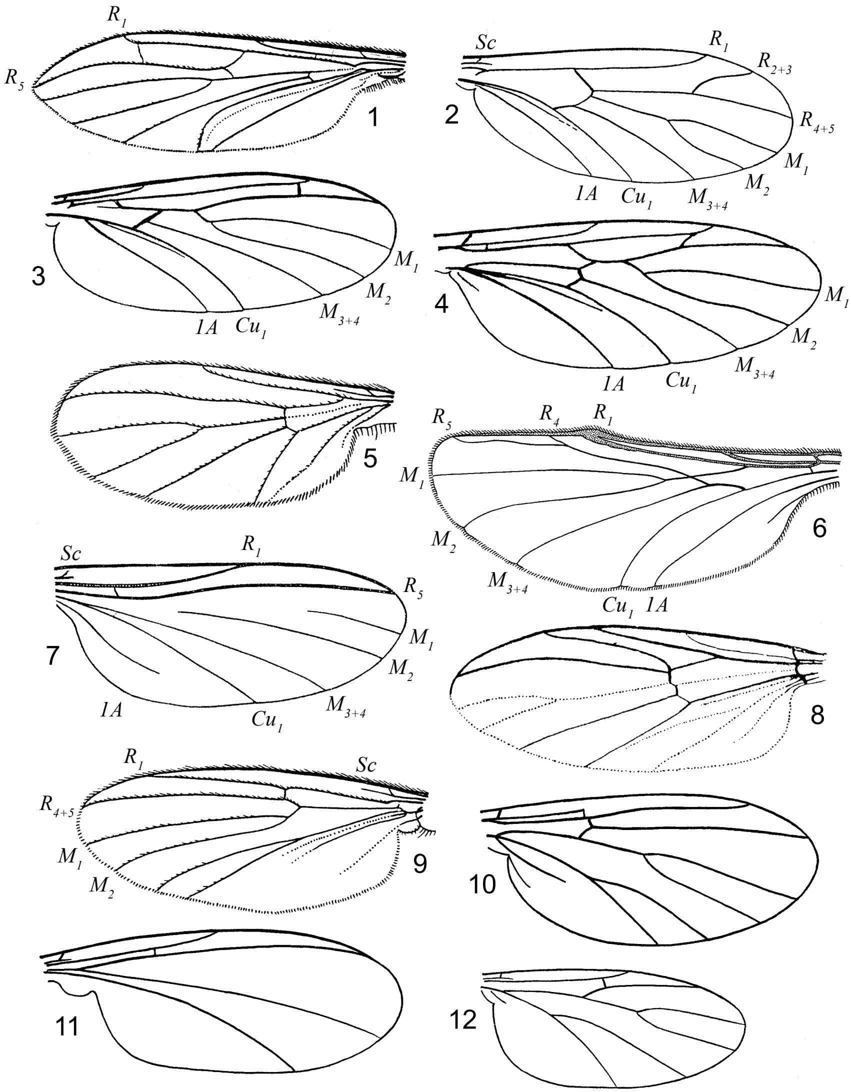


Рис. 14. Строение крыльев длинноусых двукрылых:

1 – Bolitophilidae: *Messala* Curtis; *2* – Ditomyiidae: *Symmerus* Walker; *3*, *4* – Keroplatidae: *3* – *Keroplatus* Bosk, *4* – *Apemon* Johannsen; *5* – Diadociidae; *6* – Macroceridae: *Macrocera* Meigen; *7* – Manotidae: *Manota* Williston; *8* – Mycetobiidae: *Mycetobia* Meigen; *9-12* – Mycetophilidae: *9* – *Mycetophila* Meigen, *10* – *Syntemna* Winnertz, *11* – *Azana* Walker, *12* – *Megophthalmidia* Dziedzicki.

Анальное отверстие расположено в рудименте 11-го брюшного сегмента. Генитальное отверстие у обоих полов расположено впереди от анального и вентральнее его. У самцов генитальное отверстие (или отверстия) находится на вершине копуляторного органа (*эдеагус*, *пенис*, *фаллус*); он отходит позади 9-го стернита. У самки генитальное отверстие располагается между 8-м и 9-м стернитами. У самцов брюшные сегменты после 7-го (у высших двукрылых после 5-го) в той или иной степени преобразованы в связи с копулятивной функцией: они сокращены, часто асимметрично видоизменены, редуцированы и частично слиты друг с другом.

В пределах отряда наружный генитальный аппарат самца претерпевает весьма существенные изменения, и до сих пор среди диптерологов нет единого мнения о гомологии его отдельных частей у низших и высших двукрылых. Также весьма запутана терминология: даже в пределах отдельных семейств разные авторы используют разные термины. Строение генитального аппарата самца практически не используется при определении семейств, но очень важно при определении видов и иногда родов. Часто (особенно у высших двукрылых) близкие виды различаются только по строению гениталий самцов.

Главная дорсальная часть гениталий самца – 9-й тергит, *эпандрий*. Он относительно небольшой у Nematocera и часто слит с 9-м стернитом, образуя базальное кольцо. У Brachycera – Orthorrhapha он более крупный. Хорошо развит эпандрий у высших двукрылых; обычно он имеет вид полушаровидного склерита. Эпандрий несет пару сочлененных выростов, которые некоторыми авторами считаются производными 10-го тергита. Согласно периандриальной гипотезе Гриффитса, 9-й тергит (т.е. эпандрий) утрачен у Muscomorpha, а полусферический склерит, лежащий дорсально, образован у них слившимися основаниями гонопод (*см. ниже*); сурстили же гомологичны гоностилям. Однако эта гипотеза не разделяется большинством диптерологов. Эпандрий (особенно у некоторых Acalyptrata) может нести, кроме упомянутой пары сурстилей, еще пару выростов; тогда их обозначают как *внутренние* и *наружные сурстили*. Иногда сурстили могут состоять из двух лопастей (некоторые Tephritidae, Dryomyzidae, Sciomyzidae, Heleomyzidae). У многих Acalyptrata сурстили утрачиваются или неподвижно сливаются с эпандрием (Sepsidae, Chaemaemyiidae, некоторые Chloropidae). Сурстили обычно несут многочисленные щетинки и шипики; особенно разнообразны они у некоторых Tephritidae.

10-й тергит или утрачен или слит с 9-м тергитом, но иногда он бывает представлен как отдельная пластинка у низших двукрылых (например, у Trichoceridae, Rhagionidae). У некоторых двукрылых он разделен на 2 лате-

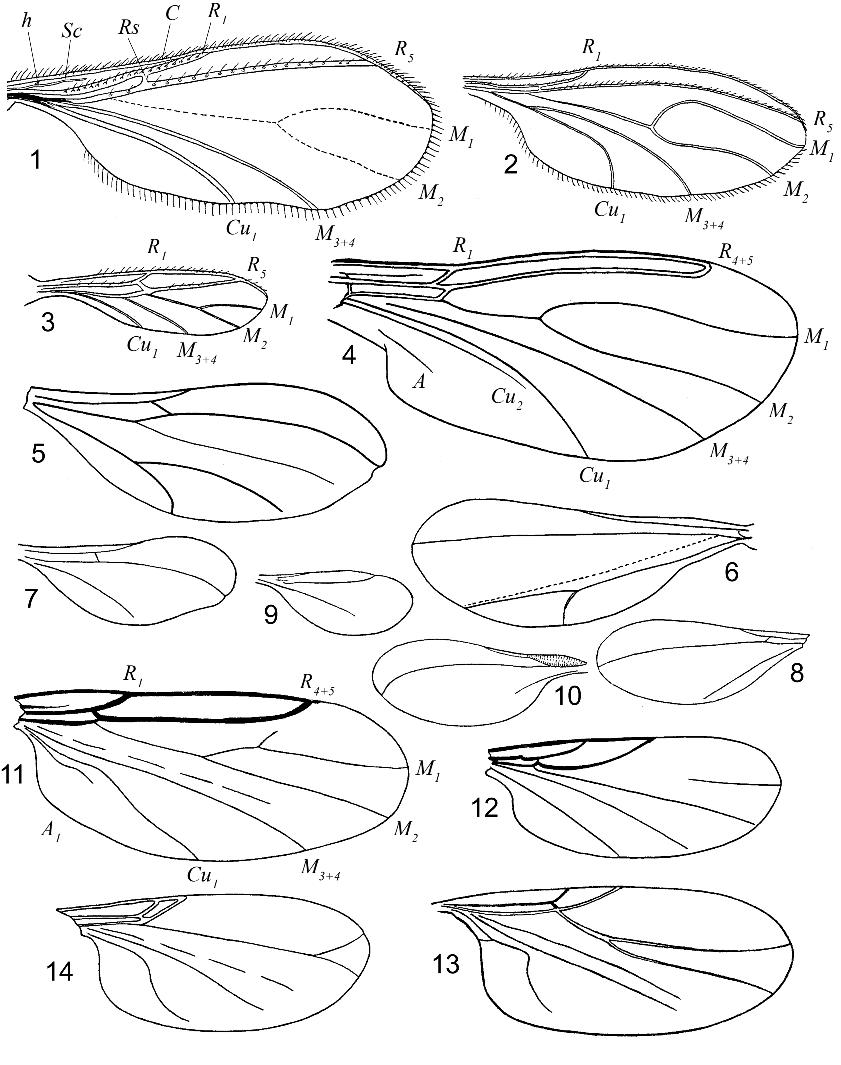


Рис. 15. Строение крыльев длинноусых двукрылых:

1-3 – Sciaridae: *1 – Plastosciara* Berg, *2 – Zygoneura* Meigen, *3 – Pnyxia* Johannsen; *4, 5* – Lestremiidae: *4 – Lestremia* Macquart, *5 – Peromyia* Kieffer; *6-10* – Cecidomyiidae: *6 – Mayetiola* Kieffer, *7 – Chastomera* Scuse, *8 – Cryptoneurus* Mamajev, *9 – Brachyneura* Rondani, *10 – Ametrodiplosis* Rübsaamen; *11-14* – Scatopsidae: *11 – Scatopse* Geoffroy, *12 – Anapausis* Enderlein, *13 – Rhegmoclemina* Enderlein, *14 – Swammerdamella* Enderlein.

ральные пластинки или представлен в виде выростов, которые также называют *сурстили* у некоторых Xylophagidae, Stratiomyidae, Asilidae.

Стернит 10-го сегмента имеется у некоторых двукрылых и так же, как и тергит 10, соединен с эпандрием. Он расположен в вентральной стенке эпандрия позади и дорсально от эдеагуса. У некоторых Nematocera (Blephariceridae, Anisopodidae) он обозначается как 10-й стернит. У Brachycera он фигурирует у разных авторов под разными названиями: *вентральная пластинка проктигера*, *вентральный* или *вторичный вентральный склерит проктигера*, *вентральный эпандриальный склерит*. У высших двукрылых (Muscomorpha) его часто называют *бациллиформный склерит* (*процессус лонги*, *интерпарамеральный склерит*). Этот склерит соединяет внутренний край сурстилей и гипандрий, его считают дериватом 10-го стернита.

Дорсально позади 10-го сегмента расположен проктигер; его дорсальная пластинка называется *эпипрокт*, вентральная – *гипопрокт*. Дорсально также расположены *церки*. Церки у самцов Diptera всегда состоят из одного сегмента. Они считаются дериватами 11-го сегмента брюшка. Церки отсутствуют у Tipulimorpha; по-видимому они слиты с проктигером. Церки представляют собой слабо или более сильно склеротизованные пластинки, снабженные волосками и щетинками и лежащие по бокам от анального отверстия или ниже его. Они могут редуцироваться до одного склерита (многие Calyptrata).

Стернит 9-го сегмента носит название *гипандрий*. У многих Nematocera он слит с эпандрием, образуя базальное кольцо. По бокам от 9-го стернита у низших двукрылых располагаются двучленистые *гоноподы*. Многие авторы, исключая Крэмптона (Crampton, 1942) и Снодграса (Snodgrass, 1957, 1963), считают их гомологичными гоноподам Thysanura. Крэмптон и Снодграс называют эти части *парамерами*, считая, что гоноподы утрачены у Diptera. Каждый гонопод разделен на базальную часть – *гонококсит* (*базимер*, *базистиль*) и вершинную – *гоностиль* (*дистимер*, *дististиль*). У Muscomorpha гипандрий имеет обычно подковообразную форму. Форма гонококсита и гоностиля может быть простой или очень сложной (например, у Culicidae). Иногда имеются 2 пары гоностилей (Tipulidae). Гоностиль может быть слит с основным члеником. По гипотезе Гриффитса (Griffiths, 1972) гонококситы срастаются у высших двукрылых и образуют полусферический дорсальный склерит, в гениталиях самца названный им *периандрием*.

С гипандрием связан собственно копуляционный орган – *эдеагус* (*пенис*, *фаллус*); на его вершине расположено генитальное отверстие. Эдеагус может иметь сложную форму, состоять из нескольких частей. Соответственно его строению генитальных отверстий может быть несколько. Иногда

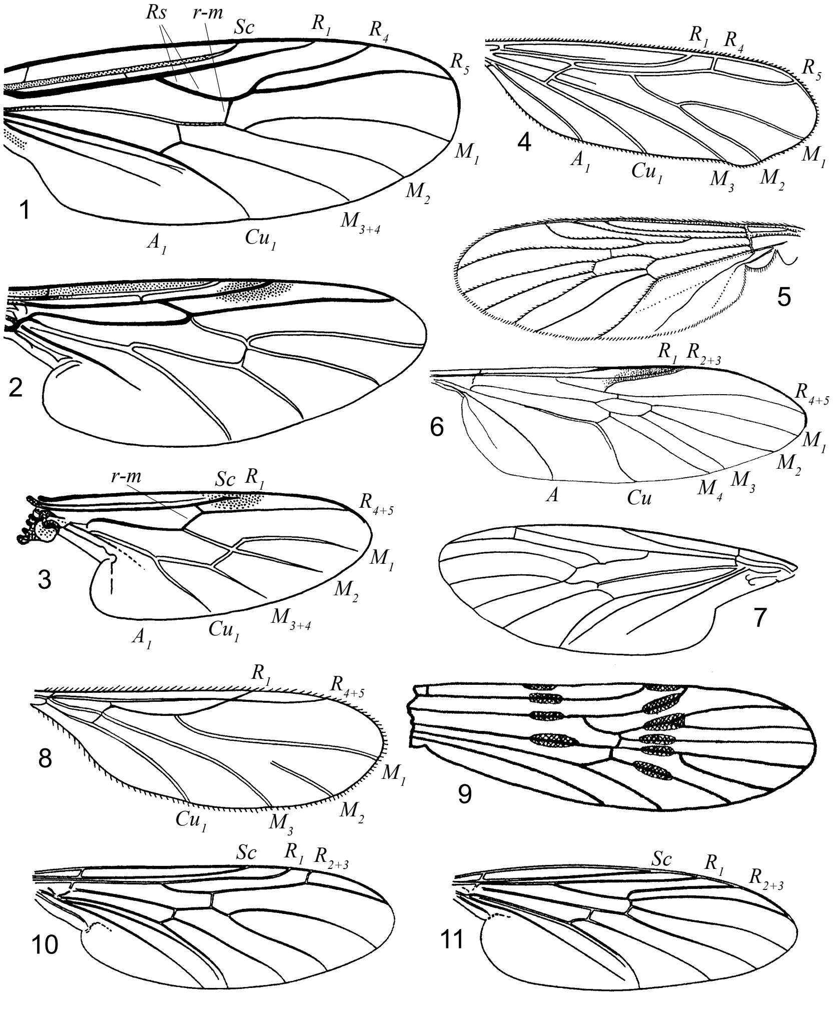


Рис. 16. Строение крыльев длинноусых двукрылых:

1-3 – Bibionidae: *1, 2* – *Bibio* Geoffroy, *3* – *Dilophus* Meigen; *4* – Hyperoscelididae: *Hyperoscelis* Hardy et Nagatomi; *5* – Anisopodidae: *Sylvicola* Harris; *6* – Olbiogastridae: *Olbiogaster* Osten-Sacken; *7* – Axymyiidae: *Axymyia* McAtee; *8* – Synneuridae: *Synneuron* Lundström; *9* – Corethrellidae: *Corethrella* Coquillett; *10, 11* – Pleciidae: *10* – *Plecia* Wiedemann, *11* – *Penthetria* Meigen.

6 – по: Кривошеина, 1999; 9 – по : Cook, 1956; 10, 11 – по: Нарчук, 1988.

(Tabanidae и некоторые другие семейства) эдеагус может быть окружен чехлом. Он образуется из слитых боковых лопастей гипандриальных аподем. Функция эдеагуса – перенос спермы в половые протоки самки, в сперматеки или в бурсу вблизи отверстия сперматеки. В семействах Chironomidae, Ceratopogonidae, Simuliidae и Thaumaleidae сперма переносится в желатинообразной капсуле – *сперматофоре*. Сперматофорное оплодотворение впервые для двукрылых было описано Померанцевым в 1932 г. у Ceratopogonidae.

Эдеагус имеет у двукрылых очень разную форму, может быть сильно склеротизован, лентовидный, закручен спирально, нести различные выросты, шипы и т.п. При сложно устроенном органе различают отдельные его части: *базифаллус*, *дистифаллус*, *эндофаллус* и другие. Одно или более дистальных отверстий эдеагуса называют *гонопором*. Эдеагус в проксимальной части соединен с аподемой эдеагуса; у многих высших двукрылых она имеет *Y*-образную форму.

По бокам от эдеагуса располагаются парамеры, иногда их называют *гониты*. Это последнее название как нейтральное было предложено потому, что Крэмптон (Crampton, 1942) и Снодграс (Snodgrass,1957, 1963) как парамеры обозначали те двучленистые придатки, что выше были названы *гоноподы*. Соответственно лопасти, лежащие по бокам от эдеагуса, они считали новообразованиями и назвали их *парафизами* или *параандритами*. Макальпайн (McAlpine, 1981) обозначает их как *парамеры*. Обычно у двукрылых они имеются и редко отсутствуют. Эти придатки функционируют как дополнительные структуры для поддержки и направления эдеагуса, а также для его защиты в состоянии покоя. Они могут быть слабо или сильно склеротизованы, нести щетинки. У Tabanidae они слиты с чехлом эдеагуса. У Syrphidae, у которых гоноподы отсутствуют, парамеры очень сильно развиты, выступающие. Поскольку гомология парамер в пределах всего отряда Diptera неясна, то лопасти, лежащие по бокам эдеагуса у Muscomorpha, чаще обозначают как *прегониты* и *постгониты*. По Хеннигу (Hennig, 1976) постгониты могут происходить от гоностилей, однако по мнению МакАльпайна (McAlpine, 1981) они, без сомнения, гомологичны парамерам низших двукрылых.

Вершинная часть брюшка с генитальным аппаратом бывает изогнута по отношению к продольной оси тела вентрально, дорсально или латерально. Кроме того, гениталии самца у многих двукрылых повергнуты вокруг продольной оси тела от 90° до 360°. Если поворот сделан на 180°, то морфологически дорсально лежащие части оказываются в вентральном положении и наоборот. При повороте на 360°, как у всех Muscomorpha, положение всех наружных частей восстанавливается до нормального, но внутри тела можно обнаружить, что семяпроводы, трахейные и нервные стволы делают пет-

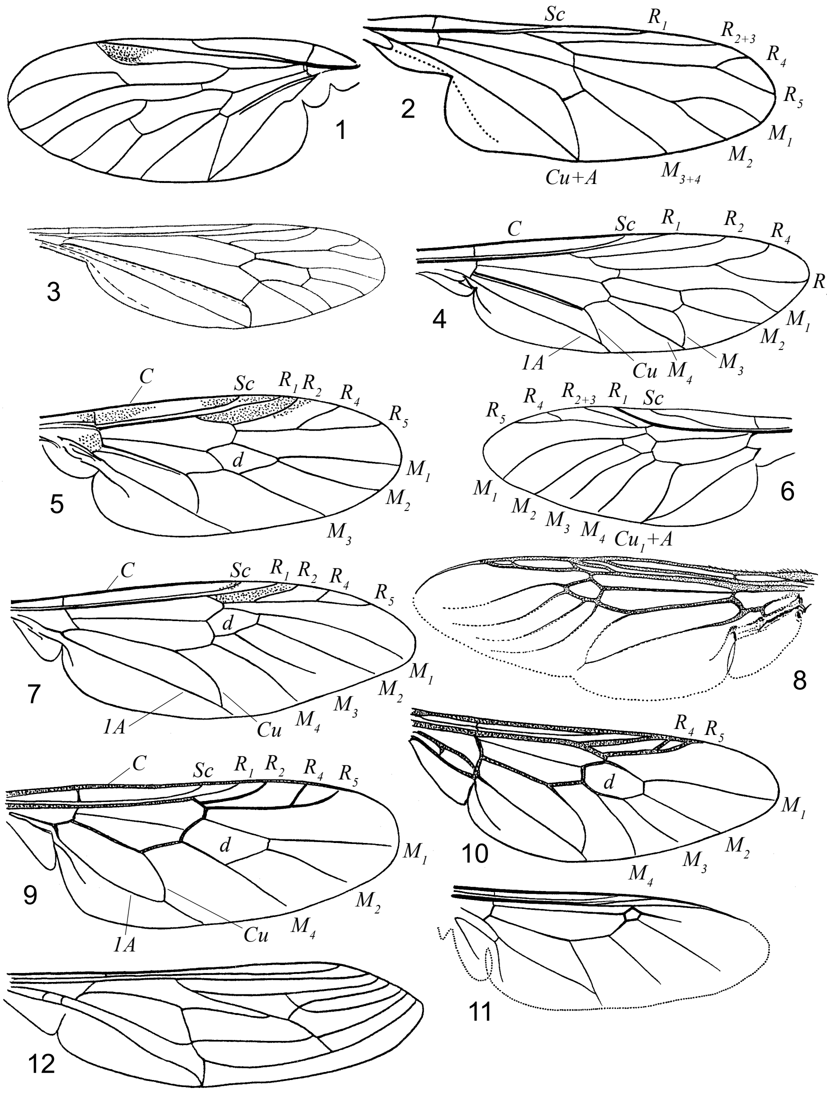


Рис. 17. Строение крыльев короткоусых двукрылых:

1 – Rhagionidae: *Chrysopilus* Macquart; *2* – Hylarimorphidae: *Hylarimorpha* Schiner; *3* – Xylophagidae: *Xylophagus* Meigen; *4* – Xylomyidae: *Solva* Walker; *5-11* – Stratiomyidae: *5* – *Beris* Latreille, *6* – *Chloromyia* Dunkan, *7* – *Sargus* Fabricius, *8* – *Stratiomys* Geoffroy, *9* – *Pachygaster* Meigen, *10* – *Nemotelus* Geoffroy, *11* – *Oplodontha* Rondani; *12* – Nemestrinidae.

лю вокруг задней кишки. В связи с поворотом гениталий предыдущие сегменты брюшка (6-8-й) также в той или иной степени вовлечены в поворот и могут быть асимметричными. И изгиб вершины брюшка, и поворот генитального сегмента можно рассматривать как приспособления к спариванию и сохранению гениталий в период между спариваниями. Вращение гениталий у самцов может быть временным в период копуляции, или это состояние перманентное.

Контакт полов и спаривание у двукрылых может быть в полете и на субстрате. Считается, что исходно была встреча полов и начало копуляции в полете и окончание на субстрате, а апоморфное состояние – встреча и начало копуляции на субстрате и окончание в полете.

Самки Nematocera и Brachycera – Orthorrhapha имеют 10 видимых сегментов; брюшко заканчивается одно-, реже двусегментными церками. У типулоидных двукрылых самки имеют яйцеклад, образованный склеротизованными створками: церками и вальвами. У самок высших двукрылых вершинные сегменты брюшка образуют втяжной яйцеклад. Сегменты, следующие за 5-м или 6-м, обычно более узкие и часто телескопически втянуты друг в друга и в остальную часть брюшка. Этот яйцеклад не гомологичен яйцекладу ортоптероидных насекомых. В отдельных семействах все сегменты, образующие яйцеклад (или некоторые из них), сильно склеротизованы, более или менее уплощены и не втянуты друг в друга (например, у Tephritidae, Lonchaeidae, Agromyzidae). На вершине яйцеклада расположены церки. Церки исходно двучленистые и сохраняются такими у некоторых семейств Nematocera и Brachycera – Orthorrhapha. У самок Nematocera и Brachycera – Orthorrhapha сохраняются тергиты до 10-го, причем 9-й и 10-й тергиты часто слиты. Стерниты 9-й и 10-й или только 9-й погружаются внутрь брюшка, образуя генитальную фурку (9-й стернит). У высших двукрылых (Muscomorpha) 8-й сегмент последний, далее следует *эпипрокт* дорсально и *гипопрокт* вентрально (возможно, дериваты 9-го сегмента). Стерниты и тергиты 7-го и 8-го сегментов часто продольно разделены на 2 узкие пластинки. Церки и вершинные сегменты яйцеклада иногда снабжены разными щетинками, шипами и выростами (особенно у видов, откладывающих яйца в землю или внутрь кормового субстрата личинок). Иногда церки и вершинные части яйцеклада стилетоподобные, сильно склеротизованные и приспособлены к прорезанию тканей растений.

Из структур внутреннего полового аппарата в таксономических целях используется строение склеротизованных сперматек у самок. Исходное число сперматек у двукрылых – 3. Иногда на 9-м стерните имеются и 3 отдельные отверстия для каждой из сперматек (у Blephariceridae, Trichoceridae и некоторых

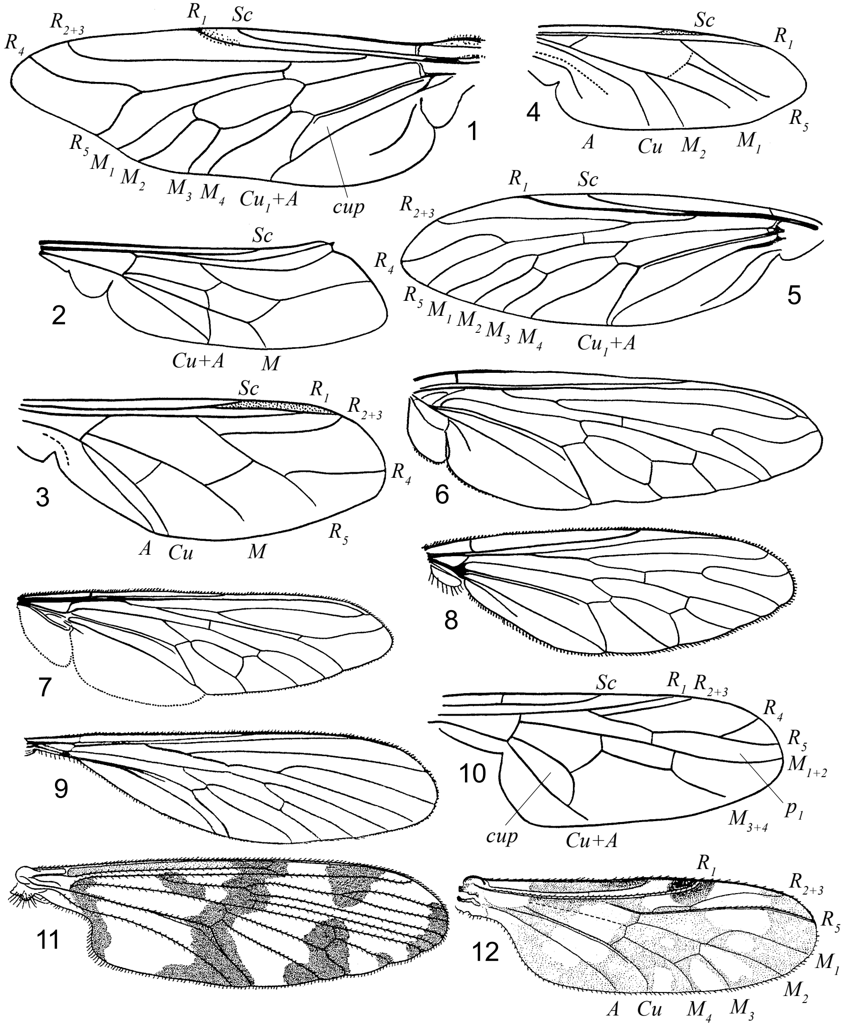


Рис. 18. Строение крыльев длинно- и короткоусых двукрылых:

1 – Tabanidae: *Tabanus* Linnaeus; *2-4* – Acroceridae: *2* – *Pterodontia* Gray, *3* – *Acrocera* Meigen, *4* – *Ogcodes* Latreille; *5-8* – Asilidae: *5* – *Dioctria* Meigen, *6* – *Laphria* Meigen, *7* – *Promachus* Loew, *8* – *Ancylorrhynchus* Latreille; *9* – Leptogastridae: *Leptogaster* Winnertz; *10* – Scenopinidae: *Scenopinus* Latreille; *11* – Tanyderidae: *Protanyderus* Handlirsh; *12* – Cramptonomyiidae: *Pergratospes* Krivosheina et Mamajev.

11 – по: Савченко, 1971; 12 – по: Кривошеина, 1999.

Tipulidae). Число сперматек может быть от 1 до 4 в разных семействах, редко склеротизованные сперматеки отсутствуют (Chloropidae, Milichiidae).

КЛАССИФИКАЦИЯ ОТРЯДА DIPTERA

В современной системе отряд Diptera относят к мекортероидному комплексу, который включает также отряды Mecoptera, Trichoptera, Lepidoptera и Siphonaptera. Наиболее близки двукрылые к Mecoptera, и эти два отряда Diptera и Mecoptera объединяются в группу Antliophora, характеризующуюся тем, что у них в ротовых частях из двух лопастей максиллы сохраняется только лациния. Филогенетические взаимоотношения внутри Antliophora показаны на рис. 30, *2*. Монофилия Diptera обосновывается следующими апоморфными признаками в их основном плане.

1) превращение задних крыльев в жужжальца;
2) редукция задней кубитальной жилки в жилковании передних крыльев (за передней кубитальной жилкой до заднего края крыла проходят только 2 анальные жилки);
3) отсутствие 8-й пары дыхалец на брюшке у самцов;
4) видоизменение ротового аппарата, при котором щетинковидные мандибулы утратили переднее сочленение, а двухсегментные нижнегубные щупики превратились в лабеллум с псевдотрахеями;
5) утрата ног и отсутствие замыкательного аппарата дыхалец у личинок.

Исходные двукрылые, вероятно, были детритофаги в личиночном состоянии и внутренние обитатели влажных субстратов или среды, насыщенной водными парами, с чем связана редукция ног и замыкательного аппарата дыхалец. Среди Mecoptera предками двукрылых и блох считается группа Mesopsychina. Современные потомки Mesopsychina – скорпионницы сем. Nannochoristidae, которые имеют водных личинок.

Окончательная система Diptera, которая основывалась бы только на монофилетических группах и была бы принята большинством исследователей, окончательно еще не разработана. Построение непротиворечивой системы, основанной на строго монофилетических группах, пока не удается. При выделении какой-либо группы (обычно более продвинутой) как монофилетической удается достаточно хорошо обосновать ее монофилию по апоморфным признакам. Доказательств монофилии остающейся группы обычно бывает недостаточно: так, Brachycera – монофилетическая группа, а оставшиеся Nematocera не могут рассматриваться в качестве таковой. Внутри Brachycera хорошо обособлена монофилия Cyclorrhapha, внутри Cyclorrhapha обособлена монофилия Schizophora, и нет доказательств в отношении остающейся группы Aschiza.

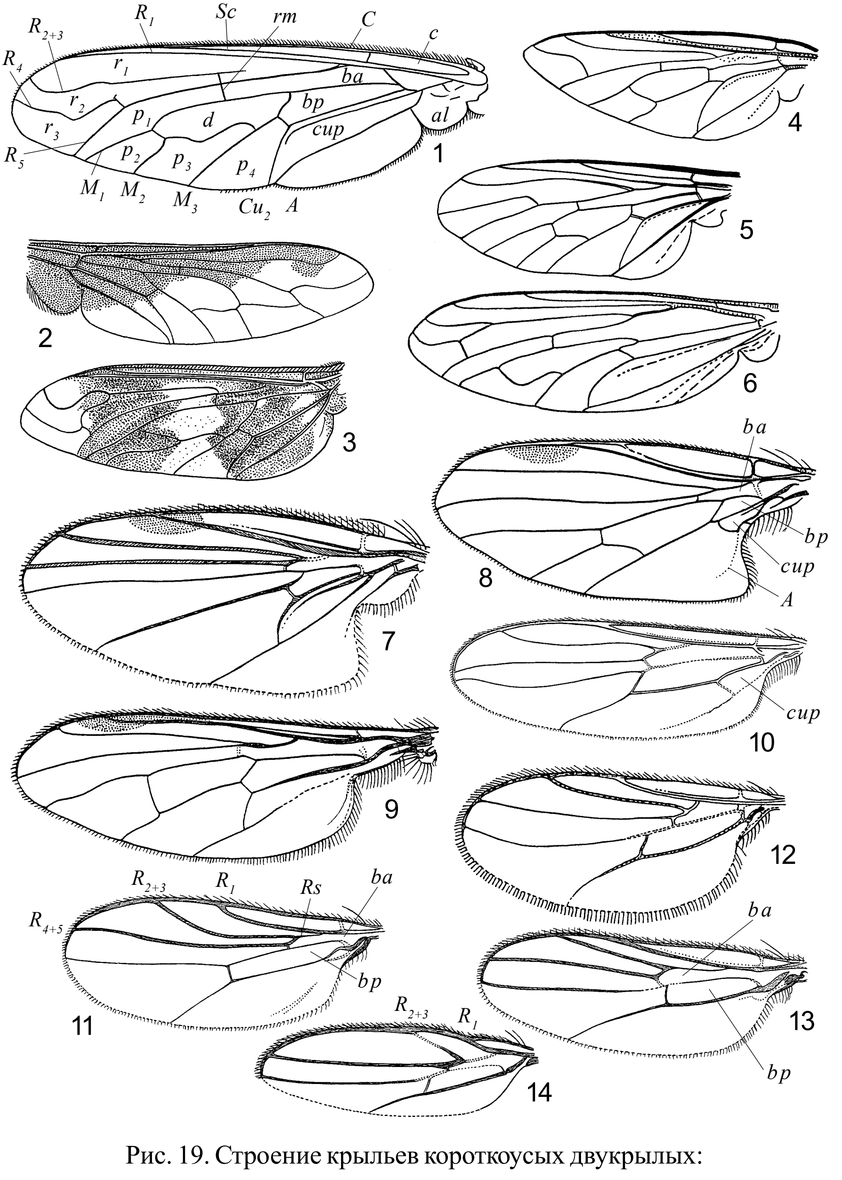


Рис. 19. Строение крыльев короткоусых двукрылых:

1-3 – Bombyliidae: *1* – *Anthrax* Scopoli, *2* – *Bombylius* Linnaeus, *3* – *Exoprosopa* Macquart; *4* – Usiidae: *Geron* Meigen, *5* – Phthyriidae: *Phthyria* Meigen; *6* – Systropodidae: *Toxophora* Meigen; *7* – Atelestidae: *Atelestus* Walker; *8* – Microphoridae: *Microphorus* Macquart; *9-14* – Hybotidae: *Hybos* Meigen, *10* – *Platypalpus* Macquart, *11* – *Drapetis* Meigen, *12* – *Crossopalpus* Bigot, *13* – *Cersodromyia* Walker, *14* – *Stylpon* Loew.

История классификации двукрылых насчитывает уже около двух столетий, начиная с работ Латрейля, Мейгена, Маккара и других классиков диптерологии. Не погружаясь в историю вопроса, остановимся только на основных из новейших исследований. Среди российских диптерологов наибольшей известностью пользуется классификация, разработанная Б.Б. Родендорфом (1964-1977), однако предложенное им разделение отряда на подотряд Archidiptera, включающий из современных семейств только Nymphomyiidae, и подотряд Eudipitera для всех остальных двукрылых, не нашло подтверждений при дальнейших исследованиях и не принято большинством диптерологов. Другая классификация была предложена основателем филогенетической систематики Хеннигом (Hennig, 1958, 1973). Только для высших двукрылых Cyclorrhapha предложил систему Гриффитс (Griffiths, 1972) (рис. 29). Хакман и Вейсенен (Hackman, Väisänen, 1982, 1985) разработали систему, впервые учитывая изученный ими признак, – особенности хетотаксии костальной жилки крыла. В 3-м томе руководства по неарктическим двукрылым (Manual of Nearctic Diptera, Vol. 3, 1989) разными авторами предложены схемы классификации и филогении для Nematocera (Wood, Borkend, 1989), Brachycera – Orthorrhapha (Woodley, 1989) и Cyclorrhapha (McAlpine, 1989). В большой степени эти классификации основывались на признаках преимагинальных стадий. Специально систематикой низших Brachycera плодотворно занимался Нагатоми (Nagatomi, 1996) (рис. 33, *1*). В последнее время Михельсен (Michilsen, 1996) предложил выделить новый крупный таксон Neodiptera (рис. 33, *2*). В него он включает всех Brachycera (Orthorrhapha + Cyclorrhapha), а из Nematocera – инфраотряд Bibionomorpha, Trichoceridae, Tipuloidea, Tanyderidae, Ptychopteridae, Psychodoidea, Blephariceroidea и Culicomorpha. Михельсен основывается на строении склеритов и мускулатуры цервикальной (шейной) области и переднегруди. В известной мере это разделение совпадает с предложенными Хеннигом (Hennig, 1973) таксонами Polyneura и Oligoneura. В классификации двукрылых иногда используются таксоны Eremoneura, который объединяет Empidoidea и Cyclorrhapha, Homodaclyla, включающий Brachycera – Orthorrhapha, за исключением Asiloidea и Empidoidea, и Heterodactyla, куда входят Asiloidea и Eremoneura.

Различные компилятивные схемы классификации были предложены Стейскалом (Steyskal, 1974), Кривошеиной и Зайцевым (1989). В каталогах двукрылых для разных зоогеографических областей (1965-1991) были также опубликованы принятые там схемы классификаций.

В разработке системы Diptera можно проследить, как в круг внимания исследователей включались признаки все большего числа структур имаго, а затем и преимагинальных стадий. Это вело к обогащению фактологической основы систематики. Первоначально наибольшее внимание уделялось

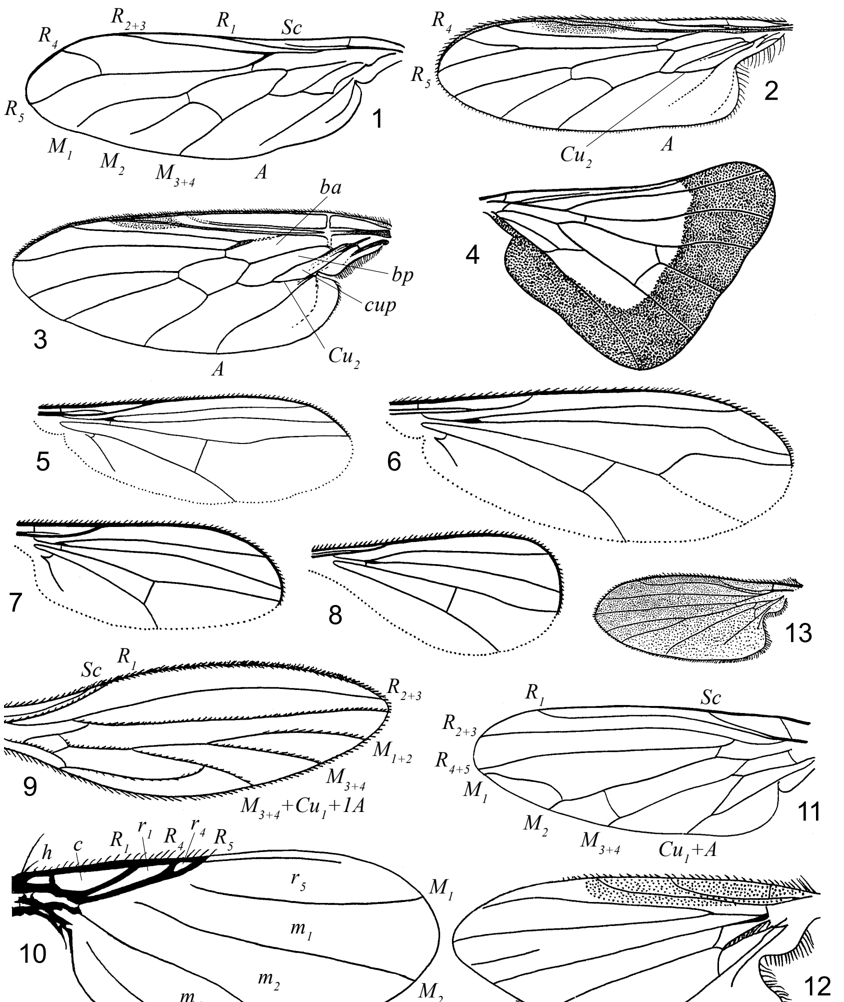


Рис. 20. Строение крыльев короткоусых двукрылых:

1-4 – Empididae: *1* – *Empis* Linnaeus, *2* – *Hilara* Meigen, *3*, *4* – *Rhamphomyia* Meigen; *5-8* – Dolichopodidae: *5* – *Dolichopus* Latreille, *6* – *Sciopus* Zeller, *7* – *Medetera* Fischer, *8* – *Thrypticus* Gerstaecker; *9* – Lonchopteridae: *Lonchoptera* Meigen; *10* – Phoridae: *Megaselia* Rondani; *11* – Platypezidae: *Platypeza* Meigen; *12*, *13* – Opetiidae: *12* – *Opetia* Meigen, *13* – *Microsania* Zetterstedt.

жилкованию крыльев, затем были введены признаки хетотаксии головы и груди, в дальнейшем – строение грудного и брюшного отделов, особенно постабдомена и генитального аппарата. В последнем случае внимание уделялось не только расположению склеритов, но и мускулатуре, а из структур преимагинальных стадий – признакам строения головы и ротовых частей личинок и характеру окукливания.

Традиционно принято деление отряда на 3 подотряда: Nematocera – длинноусые двукрылые, Brachycera – Orthorrhapha – прямошовные короткоусые и Brachycera – Cyclorrhapha – круглошовные. Такое разделение сложилось из сочетания разделения имаго по строению антенн на длинноусых Nematocera и короткоусых Brachycera и куколок по характеру шва растрескивания при выходе имаго – на прямошовных Orthorrhapha и круглошовных Cyclorrhapha. Только Cyclorrhapha представляет собой монофилетический таксон, а Nematocera и Brachycera – Orthorrhapha рассматриваются как парафилетические таксоны. Разделение на эти 3 подотряда принимается как практически наиболее удобное, хотя и не отражающее филогению отряда.

В настоящее время в отряде выделяют 150-170 семейств (к началу XX века выделяли около 95 семейств). Увеличение числа семейств связано с повышением в ранге ряда подсемейств, что происходит в связи с уточнением их положения в системе и родственных связей, а также описанием новых семейств. Количество выделяемых семейств зависит от взглядов разных авторов.

Три четверти видов двукрылых принадлежат к 10-15 крупнейшим семействам, которые включают (каждое) 3 и более тысяч видов в мировой фауне. Основные из них следующие семейства: Limoniidae ~ 6.000 видов, Tipulidae ~ 3.000, Mycetophilidae ~ 3.000, Cecidomyiidae ~ 3.500, Asilidae ~ 5.000, Tabanidae ~ 3.500, Bombyliidae ~ 3.000, Empididae ~ 3.000, Dolichopodidae ~ 4.000, Syrphidae ~ 4.000, Anthomyiidae ~ 3.000, Muscidae ~ 3.000, Tachinidae ~ 5.000 видов.

Внутри подотрядов принимается разделение на инфраотряды и, далее, на надсемейства. Поскольку разные авторы принимают разное число инфраотрядов, рассмотрим для Nematocera систему Вуда и Боркенда (Wood, Borknend, 1989), в которой принято наиболее дробное деление (рис. 31, *2*). Эти авторы выделяют 7 инфраотрядов: Tipulomorpha, Blepharicerimorpha, Axymyiomorpha, Bibionomorpha, Psychodomorpha, Ptychopteromorpha и Culicomorpha, причем Tipulomorpha может рассматриваться (по их мнению) как сестринская группа по отношению к остальным Diptera. Туомикоски (Tuomikoski, 1961) и Кривошеина (1988) выделяют еще инфраотряд Anisopodomorpha. Считается, что представители этого инфраотряда послужили исходными формами для всех высших двукрылых.

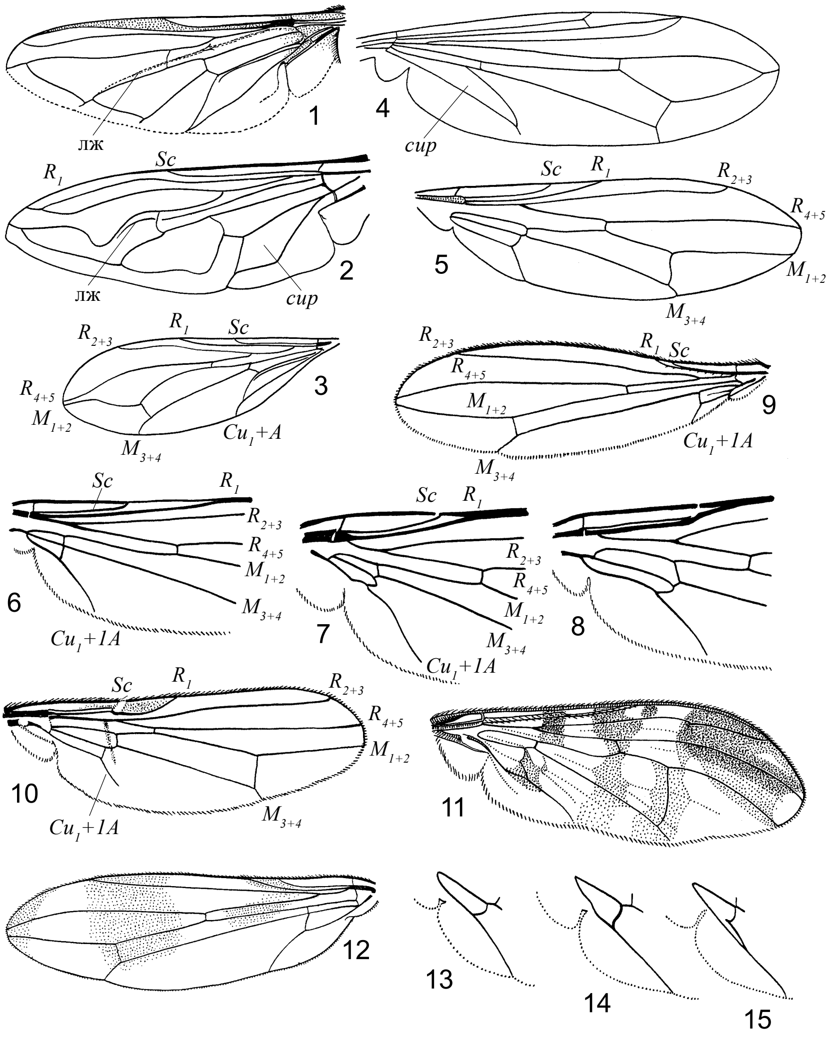


Рис. 21. Строение крыльев короткоусых двукрылых:

1, *2* – Syrphidae: *1* – *Syrphus* Fabricius, *2* – *Eristalis* Latreille; *3* – Pipunculidae: *Pipunculus* Latreille; *4* – Conopidae: *Physocephala* Schiner; *5* – Megamerinidae: *Megamerina* Rondani; *6* – Calobatidae, основание крыла; *7* – Tanypezidae, основание крыла; *8* – Strongylophthalmyiidae, основание крыла; *9* – Micropezidae; *10* – Psylidae: *Chyliza* Fallén; *11* – Pyrgotidae: *Adapsilla* Waga; *12* – Calobatidae: *Raineria* Rondani; *13-15* – типы завершения ячейки *cup*: *13* – выпуклое, *14* – S-образное, *15* – с выступом по жилке *Cu+A*.

В подотряд Brachycera – Orthorrhapha включают около 30 семейств. Родендорф (1977) рассматривает всех их в инфраотряде Asolimorpha, выделяя 4 надсемейства: Tabanoidea, Bombyloidea, Asiloidea и Empidoidea. Вудлей (Woodley, 1989) разделяет их на 4 инфраотряда: Xylophagomorpha, Stratiomyomorpha, Tabanomorpha и Muscomorpha. В последний инфраотряд, наряду с надсемействами Nemestrinoidea, Asiloidea и Empidoidea, входит (по его мнению) и надсемейство Muscoidea, которое по объему равно подотряду Cyclorrhapha. Другие авторы в том же руководстве (McAlpine, 1989) используют название Muscomorpha как синоним Cyclorrhapha.

Все исследователи единодушны во мнении, что Cyclorrhapha (Muscomorpha – по другим авторам) представляет собой монофилетическую группу. Аутапоморфные признаки имеются в основном в строении личинки. Cyclorrhapha разделяется на две крупных группы (Aschiza и Schizophora), различающиеся по отсутствию или наличию шва птилинума и лобного пузыря у имаго. По наличию этих признаков монофилия Schizophora хорошо обоснована, в то время как монофилия Aschiza остается проблематичной. Aschiza разделяются на 2 надсемейства – Platypezoidea и Syrphoidea. Schizophora разделяются на Acalyptrata и Calyptrata; обе группы содержат многочисленные надсемейства и семейства. Как названия надсемейств, так и их состав разные авторы принимают по-разному, часто не приводя убедительных доказательств. Разделение на Calyptrata и Acalyptrata, хотя и признается искусственным, но удобно в практическом плане.

Относительно родственных связей Cyclorrhapha существуют несколько гипотез. Большинство авторов принимает, что Cyclorrhapha произошли от Empidoidea и рассматривают два пути. По одной гипотезе они – сестринская группа прямошовных надсемейства Empidoidea (Empidiformia – Orthogenia) (Hennig, 1958, 1972; Griffiths, 1972, 1984; Chvala,1983; Woodley et al, 1993), в то время как по другой они помещаются в пределах Empidoidea вблизи семейства Atelestidae. Дисней (Disney, 1986) считает, что Cyclorrhapha – сестринская группа части Asiloidea, а Макальпайн (McAlpine, 1989) сближает их со Stratiomyidae. Циклорафные двукрылые – наиболее молодая и прогрессивная группа Diptera. Их появление датируется меловым периодом, а бурное развитие они испытали в неогене: в то время появляется много новых семейств, особенно связанных с позвоночными животными и высшими растениями.

Классификация отряда двукрылых: Nematocera по D.M. Wood, A. Borkend, 1989; Brachycera – Orthorrhapha по N.E. Woodley, 1989; Cyclorrhapha (как Muscomorpha) по J.F. McAlpine, 1989 с изменениями и дополнениями. Для Brachycera – Orthorrhapha учтена работа Nagatomi, 1996.

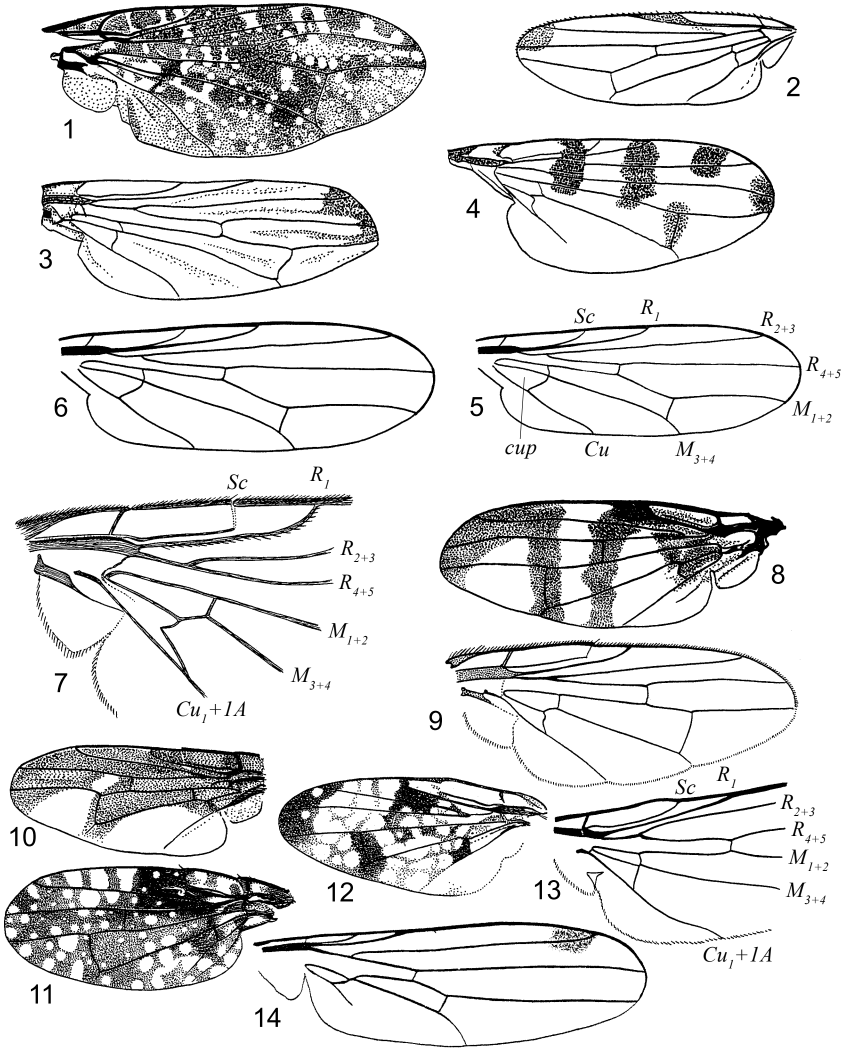


Рис. 22. Строение крыльев короткоусых двукрылых:

1 – Platystomatidae: *Platystoma* Meigen; *2-4* – Otitidae: *2* – *Seioptera* Kirby, *3* – *Dorycera* Meigen, *4* – *Ceroxys* Macquart; *5*, *6* – Ulidiidae: *5* – *Homalocephala* Zetterstedt, *6* – *Ulidia* Meigen; *7-12* – Tephritidae: *7* – основание крыла, *8* – *Urophora* Robineau-Desvoidy, *9* – *Terellia* Robineau-Desvoidy, *10* – *Hypenidium* Loew, *11* – *Campyglossa* Rondani, *12* – *Xyphosia* Robineau-Desvoidy; *13* – Coelopidae, основание крыла; *14* – Sepsidae.

ПОДОТРЯД NEMATOCERA

Инфраотряд Tipulomorpha

Семейство Tipulidae
Семейство Limoniidae
Семейство Pediciidae
Семейство Cylindrotomidae

Инфраотряд Blephariceromorpha

Семейство Blephariceridae
Семейство Deuterophlebiidae

Инфраотряд Axymymyiomorpha

Семейство Axymyiidae

Инфраотряд Bibionomorpha

Надсемейство Pachyneuroidea

Семейство Pachyneuridae
Семейство Cramptonomyiidae

Надсемейство Bibionoidea

Семейство Bibionidae
Семейство Hesperinidae
Семейство Pleciidae

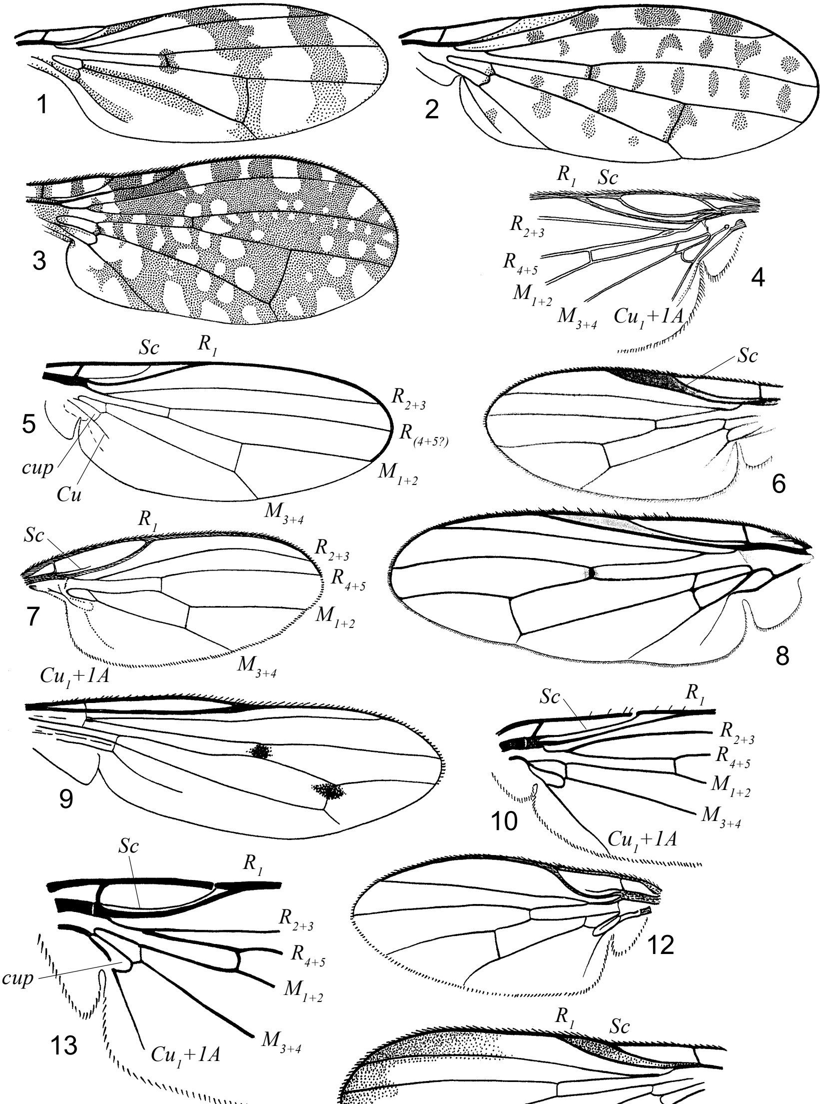
Надсемейство Sciaroidea (= Mycetophiloidea)

Семейство Mycetophilidae
Семейство Ditomyiidae
Семейство Bolitophilidae
Семейство Diadocidiidae
Семейство Keroplatidae
Семейство Lygistorrhinidae
Семейство Manotidae
Семейство Macroceridae
Семейство Sciaridae
Семейство Cecidomyiidae
Семейство Lestremiidae

Рис. 23. Строение крыльев короткоусых двукрылых:

1, *2* – Sciomyzidae: *1* – *Calobaea* Zetterstedt, *2* – *Pherbellia* Robineau-Desvoidy; *3* – Phaeomyiidae: *Trypetoptera* Hendel; *4* – Lauxaniidae, основание крыла; *5* – Chamaemyiidae: *Chamaemyia* Panzer; *6* – Cremifaniidae: *Cremifania* Czerny; *7* – Periscelididae: *Periscelis* Loew; *8* – Helcomyzidae: *Helcomyza* Curtis; *9* – Thyreophoridae: *Thyreophora* Meigen; *10* – Neottiphilidae: *Neottiphilum* Frauenfeld, основание крыла; *11* – Pallopteridae: *Palloptera* Fallén; *12*, *13* – Odiniidae: *12* – *Odinia* Robineau-Desvoidy, *13* – *Neoalticomerus* Hendel, основание крыла.

5 – по Танасийчук, 1986; 6 – по: Czerny, 1936.


1
2
3
R_1 Sc
R_{2+3}
R_{4+5}
M_{1+2}
M_{3+4} Cu_1+1A
4
Sc R_1
R_{2+3}
5
$R_{(4+5?)}$
cup
Cu
M_{1+2}
M_{3+4}
Sc
6
Sc R_1
R_{2+3}
R_{4+5}
7
M_{1+2}
M_{3+4}
Cu_1+1A
8
9
Sc R_1
R_{2+3}
R_{4+5}
M_{1+2}
10
M_{3+4}
Cu_1+1A
Sc R_1
R_{2+3}
12
R_{4+5}
cup
M_{1+2}
M_{3+4}
13
Cu_1+1A
R_1 Sc
11

Надсемейство Psychodoidea
Семейство Psychodidae
Семейство Nemopalpidae
Семейство Phlebotomidae
Семейство Trychomyiidae
Надсемейство Trichoceroidea
Семейство Perissommatidae
Семейство Trichoceridae
Семейство Anisopodidae
Семейство Mycetobiidae
Семейство Scatopsidae
Семейство Synneuridae
Семейство Olbiogastridae
Семейство Canthyloscelididae
Надсемейство Ptychopteroidea
Семейство Tanyderidae
Семейство Ptychopteridae

Инфраотряд Culicomorpha

Надсемейство Culicoidea
Семейство Dixidae
Семейство Corethrellidae
Семейство Chaoboridae
Семейство Culicidae
Надсемейство Chironomoidea
Семейство Thaumaleidae
Семейство Simuliidae
Семейство Ceratopogonidae
Семейство Leptoconopidae
Семейство Chironomidae
Надсемейство Nymphomyiodea
Семейство Nymphomyiidae

ПОДОТРЯД BRACHYCERA ORTHORRHAPHA

Инфраотряд Xylophagomorpha

Семейство Xylophagidae
Семейство Exeretonevridae
Семейство Heterostomidae
Семейство Rachiceridae
Семейство Coenomyiidae

Инфраотряд Stratiomyomorpha

Семейство Xylomyidae
Семейство Stratiomyidae
Семейство Pantophthalmidae

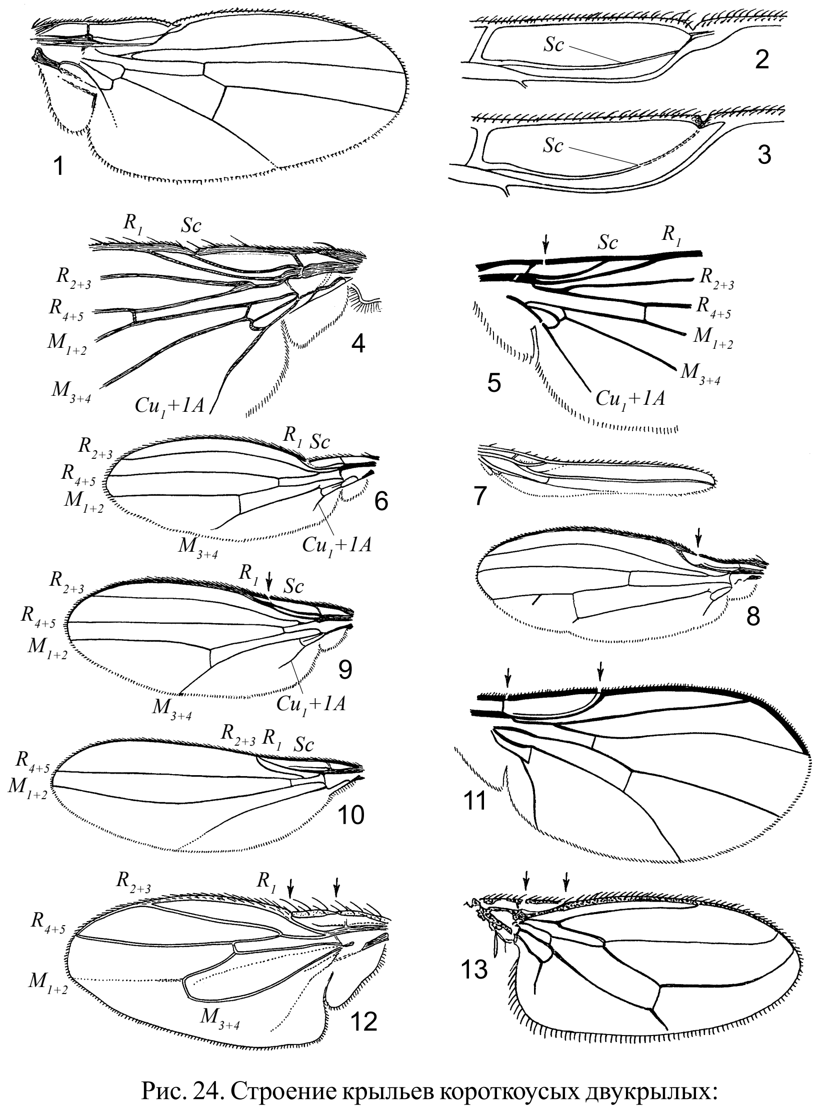


Рис. 24. Строение крыльев короткоусых двукрылых:

1-3 – Agromyzidae: *1* – *Ophiomyia* Brazhnikov, *2* – *Agromyza* Fallén, костальная ячейка, *3* – *Dizygomyza* Hendel, костальная ячейка; *4* – Heleomyzidae, *Suillia* Robineau-Desvoidy, основание крыла; *5* – Acarthophthalmidae: *Acartophthalmus* Czerny, основание крыла; *6*, *7* – Anthomyzidae: *Anthomyza* Fallén: *6* – полнокрылый вид, *7* – стеноптерный вид, *8* – Opomyzidae: *Opomyza* Fallén; *9* – Aulacigastridae: *Aulacigaster* Macquart; *10* – Asteidae: *Asteia* Meigen; *11* – Cryptochetidae: *Cryptochetum* Rondani; *12*, *13* – Sphaeroceridae: *12* – *Leptocera* Olivier, *13* – *Sphaerocera* Latreille.

Стрелки указывают перерывы костальной жилки.

Инфраотряд Tabanomorpha

Надсемейство Tabanoidea

Семейство Rhagionidae
Семейство Pelecorhynchidae
Семейство Athericidae
Семейство Tabanidae
Семейство Vermileonidae
Семейство Apsilocephalidae

Надсемейство Nemestrinoidea

Семейство Nemestrinidae
Семейство Acroceridae

Надсемейство Asiliodea

Семейство Bombyliidae
Семейство Mythicomyiidae
Семейство Systropodidae
Семейство Usiidae
Семейство Phthiriidae
Семейство Therevidae
Семейство Scenopinidae
Семейство Mydidae
Семейство Apioceridae
Семейство Asilidae
Семейство Leptogastridae
Семейство Hilarimorphidae
Семейство Apystomyiidae

Надсемейство Empidoidea

Семейство Empididae
Семейство Hybotidae
Семейство Atelestidae
Семейство Microphoridae
Семейство Dolichopodidae

ПОДОТРЯД CYCLORRHAPHA

Секция Aschiza

Надсемейство Platypezoidea

Семейство Platypezidae
Семейство Opetiidae
Семейство Lonchopteridae
Семейство Ironomyiidae
Семейство Sciadoceridae
Семейство Phoridae
Семейство Aenigmatiidae
Семейство Thaumatoxeniidae
Семейство Termitoxeniidae

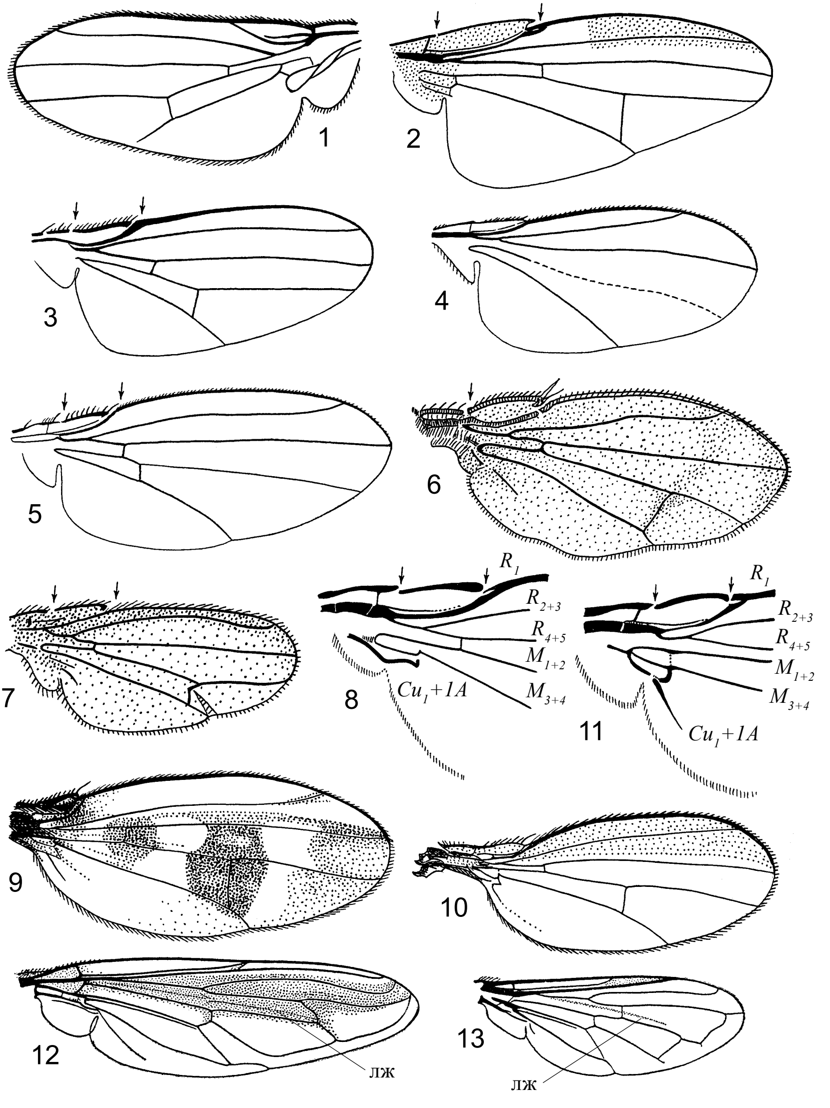


Рис. 25. Строение крыльев короткоусых двукрылых:

1 – Tethinidae; *2*, *3* – Milichiidae: *2* – *Milichia* Meigen, *3* – *Desmometopa* Loew; *4*, *5* – Carnidae: *4* – *Carnus* Nitsch, *5* – *Meoneura* Rondani; *6*, *7* – Ephydridae: *6* – *Dichaeta* Meigen, *7* – *Clanoneurum* Becker; *8* – Camilliidae, основание крыла; *9* – Diastatidae; *10* – Campichoetidae; *11* – Drosophilidae, основание крыла; *12*, *13* – Syrphidae: *12* – *Spilomyia* Meigen, *13* – *Pipizella* Rondani.

Стрелки указывают перерывы костальной жилки.

Надсемейство Syrphoidea

Семейство Syrphidae

Семейство Pipunculidae

Секция Schizophora

Acalyptrata

Надсемейство Nerioidea

Семейство Micropezidae

Семейство Calobatidae

Семейство Neriidae

Семейство Taeniapteridae

Семейство Pseudopomyzidae

Семейство Marginidae

Семейство Cypselosomatidae

Надсемейство Diopsoidea

Семейство Tanypezidae

Семейство Strongylophthalmyiidae

Семейство Somatiidae

Семейство Psilidae

Семейство Nothybidae

Семейство Megamerinidae

Семейство Syringogastridae

Семейство Diopsidae

Надсемейство Conopoidea

Семейство Conopidae

Надсемейство Tephritoidea

Семейство Lonchaeidae

Семейство Ulidiidae

Семейство Otitidae

Семейство Platystomatidae

Семейство Tephritidae

Семейство Pyrgotidae

Семейство Tachiniscidae

Семейство Richardiidae

Семейство Pallopteridae

Семейство Neottiophilidae

Семейство Thyreophoridae

Семейство Piophilidae

Семейство Ctenostylidae

Надсемейство Lauxanioidea

Семейство Lauxaniidae

Семейство Eurychoromyiidae

Семейство Celyphidae

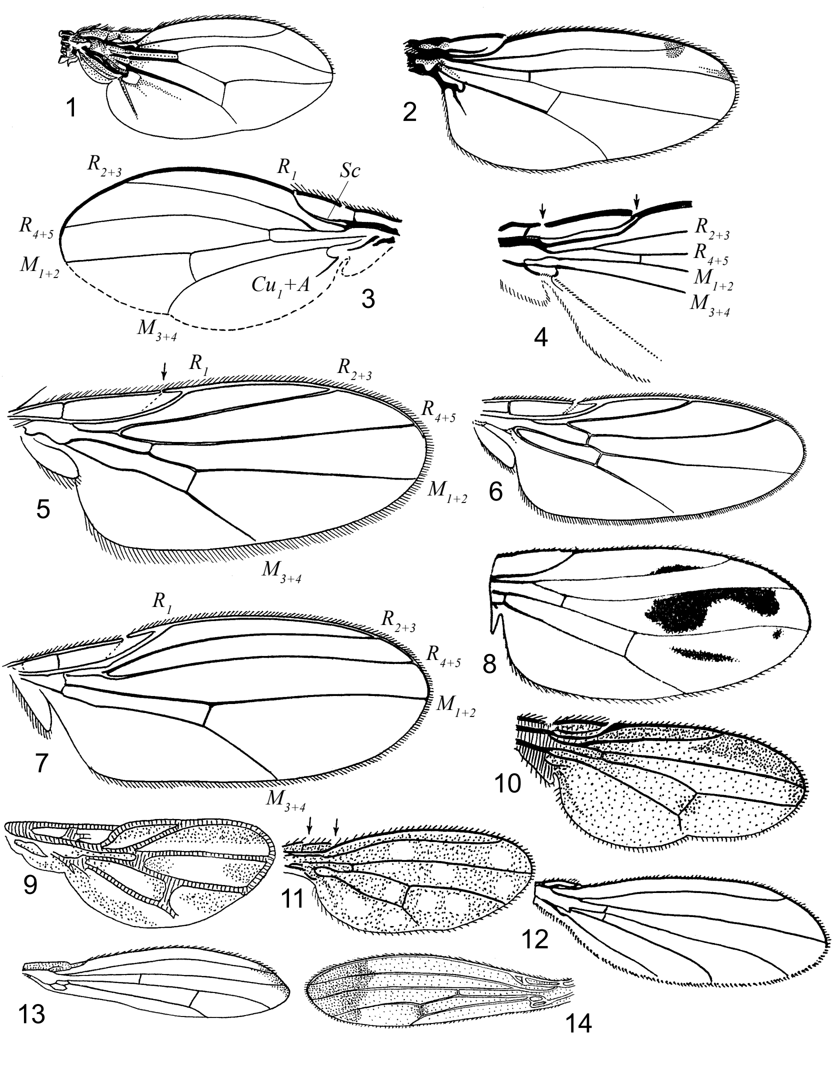


Рис. 26. Строение крыльев короткоусых двукрылых:

1-3 – Drosophilidae: *1* – *Stegana* Scopoli, *2* – *Gitona* Meigen, *3* – *Drosophila* Fallén; *4* – Curtonotidae, основание крыла; *5-8* – Chloropidae: *5* – *Chlorops* Meigen, *6* – *Meromyza* Meigen, *7* – *Dicraeus* Loew, *8* – *Gampsocera* Schiner; *9-11* – Ephydridae: *9* – *Hydrina* Robineau-Desvoidy, *10* – *Discomyza* Meigen, *11* – *Scatophila* Becker; *12* – Teratomyzidae: *Teratomyza* Malloch; *13*, *14* – Opomyzidae: *Geomyza* Fallén, стеноптерные крылья.
Стрелки указывают перерывы костальной жилки.

Семейство Cremifaniidae
Семейство Chamaemyiidae

Надсемейство Sciomyzoidea
Семейство Coelopidae
Семейство Dryomyzidae
Семейство Helosciomyzidae
Семейство Sciomyzidae
Семейство Phaenomyiidae
Семейство Ropalomeridae
Семейство Helcomyzidae
Семейство Heterocheilidae
Семейство Huttoninidae
Семейство Sepsidae

Надсемейство Clusioidea
Семейство Clusiidae
Семейство Acartophthalmidae

Надсемейство Agromyzoidea
Семейство Odiniidae
Семейство Agromyzidae
Семейство Fergusoninidae

Надсемейство Opomyzoidea
Семейство Opomyzidae
Семейство Stenomicridae
Семейство Anthomyzidae

Надсемейство Asteioidea
Семейство Aulacigastridae
Семейство Periscelididae
Семейство Neurochaetidae
Семейство Teratomyzidae
Семейство Xenasteiidae
Семейство Asteiidae

Надсемейство Carnoidea
Семейство Australimyzidae
Семейство Braulidae
Семейство Carnidae
Семейство Tethinidae
Семейство Canacidae
Семейство Milichiidae
Семейство Cryptochetidae
Семейство Chloropidae
Семейство Siphonellopsidae
Семейство Cnemospathidae

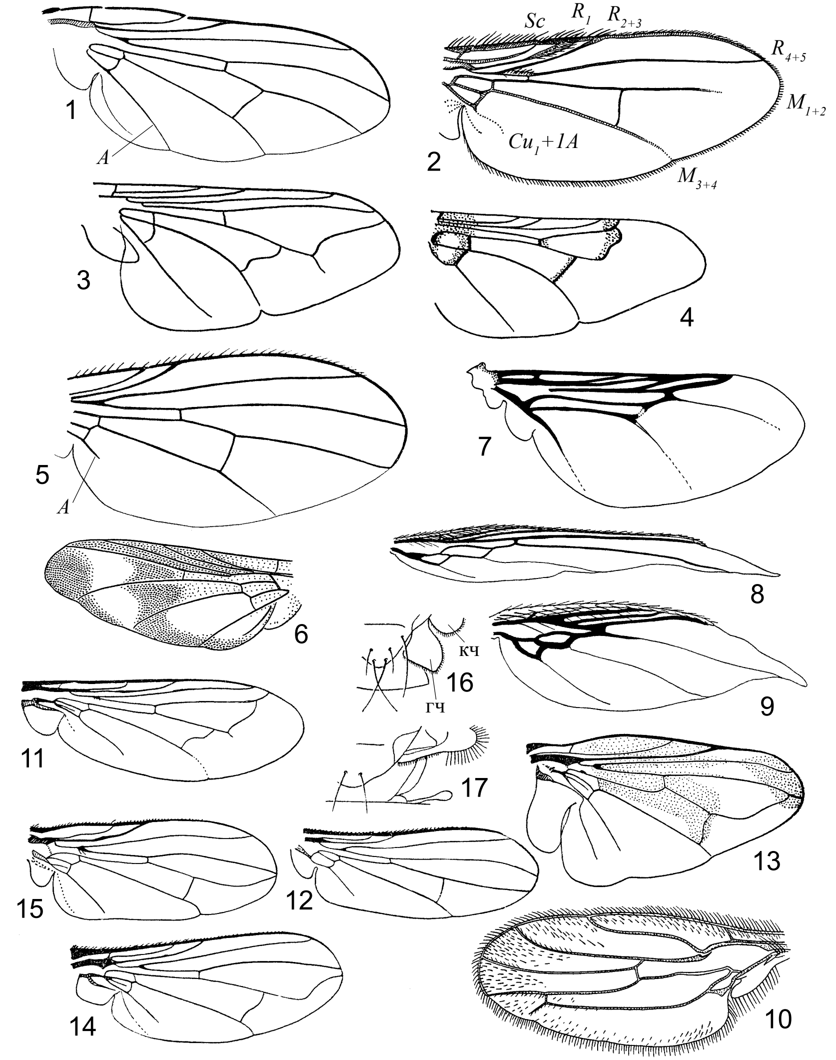


Рис. 27. Строение крыльев короткоусых двукрылых:

1, *2* – Anthomyiidae: *1* – *Acyglossa* Rondani, *2* – *Stackelbergomyia* Rohdendorf; *3*, *4* – Oestridae: *3* – *Cephenemyia* Latreille, *4* – *Cephalopina* Strand; *5* – Muscidae: *Coenosia* Meigen; *6* – Gasterophilidae, *Gasterophilus* Leach; *7-9* – Hippoboscidae: *7* – *Hippobosca* Linnaeus, *8* – *Stenepterix* Leach, *9* – *Crataerina* Olfers; *10* – Streblidae: *Nycteribosca* Speiser; *11-14* – Tachinidae: *11* – *Cylindromyia* Meigen, *12* – *Cinochira* Zetterstedt, *13* – *Alophora* Robineau-Desvoidy, *14* – *Clytiomyia* Rondani; *15* – Rhinophoridae: *Angiometopa* Brauer et Bergenstamm; *16* – грудная и крыловая чешуйки Muscidae; *17* – то же Scathophagidae.

1, 5 – по: Hennig, 1966; 8, 9 – по: Oldroyd, 1963

Надсемейство Sphaeroceroidea
Семейство Heleomyzidae
Семейство Trixoscelidae
Семейство Rhinotoridae
Семейство Chyromyidae
Семейство Sphaeroceridae
Семейство Notomyzidae

Надсемейство Ephydroidea
Семейство Curtonotidae
Семейство Camillidae
Семейство Drosophilidae
Семейство Campichoetidae
Семейство Diastatidae
Семейство Ephydridae
Семейство Risidae

Секция Calyptrata

Надсемейство Hippoboscoidea
Семейство Glossinidae
Семейство Hippoboscidae
Семейство Streblidae
Семейство Mormotomyiidae
Семейство Nycteribiidae

Надсемейство Muscoidea
Семейство Scathophagidae
Семейство Anthomyiidae
Семейство Fanniidae
Семейство Muscidae

Надсемейство Oestroidea
Семейство Calliphoridae
Семейство Mesembrinellidae
Семейство Mystacinobiidae
Семейство Sarcophagidae
Семейство Rhinophoridae
Семейство Tachinidae
Семейство Oestridae
Семейство Hypodermatidae
Семейство Cuterebridae
Семейство Gasterophilidae

Родственные взаимоотношения между крупными подразделениями двукрылых показаны на филогенетических схемах разных авторов (рис. 29-33).

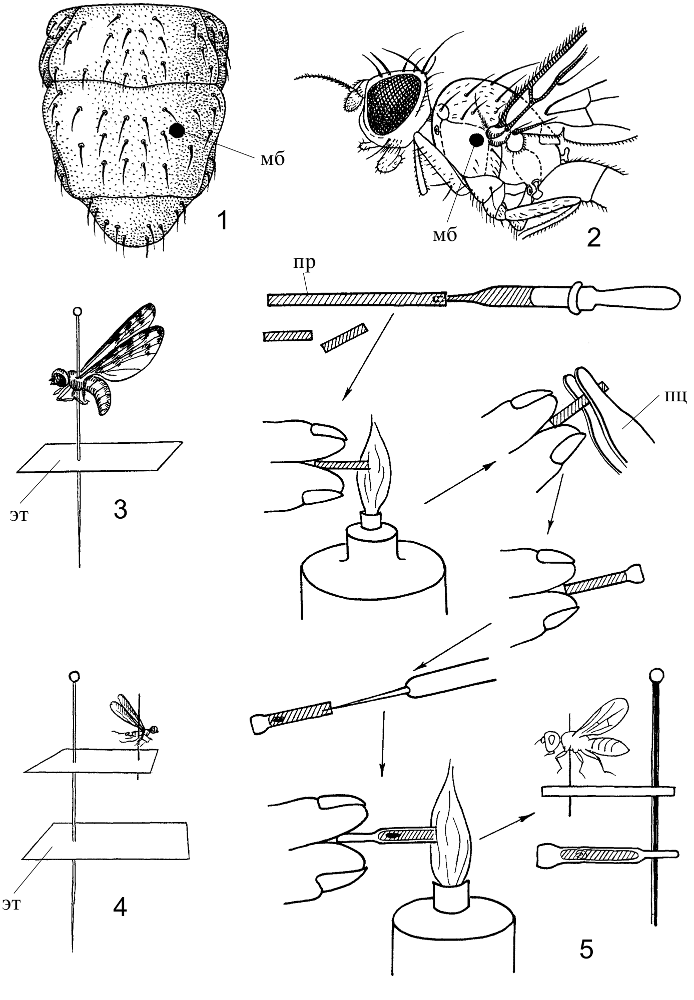


Рис. 28. Монтирование двукрылых насекомых для коллекций:

1 – среднеспинка мухи с указанием места прохождения энтомологической булавки, преимущественно для крупных двукрылых; *2* – передняя часть мухи с указанием места прохождения энтомологической булавки при наколке в бок, преимущественно для мелких двукрылых при наколке на минуции; *3* – общий вид наколотой на энтомологическую булавку мухи с географической этикеткой; *4* – общий вид наколотой на минуцию мухи с географической этикеткой; *5* – схема изготовления и наколки на булавку пластикого контейнера для хранения в коллекции в глицерине отчлененных частей тела насекомого, преимущественно гениталий самца.

5 – по: Нарчук, 1975.

ИСКОПАЕМЫЕ ДВУКРЫЛЫЕ И КРАТКАЯ ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ОТРЯДА ДВУКРЫЛЫХ

В отряде двукрылых описано довольно много вымерших семейств: 39 среди длинноусых двукрылых и 11 среди короткоусых (по данным на 1994 г.). В каталоге ископаемых двукрылых (Evenhius, 1994) перечислены 3125 описанных видов и 1035 родов, относящихся к 159 семействам. Только 3 семейства из длинноусых и 29 из короткоусых, в основном из циклорафных (25 семейств), не найдены до сих пор в ископаемом состоянии. Свыше 57% видов ископаемых двукрылых описаны по отпечаткам, и примерно 40% видов сохранились в ископаемых смолах-ретинитах, обычно называемых *янтарями*. Исследованы таймырские, мексиканские, доминиканские и балтийские янтари; из них наиболее известен балтийский янтарь. Это – затвердевшая смола вымершей сосны Pinus succinifera Goeppert. В балтийском янтаре найдены 994 вида двукрылых.

Наибольшее число описанных вымерших видов (2448) найдено в отложениях кайнозоя, причем наибольшее число находок происходит из олигоцена. Примерно 20% всех вымерших видов (или 507 видов) найдено в юрских слоях. Наибольшее число вымерших видов описано из следующих семейств: Tipulidae, Limoniidae, Ceratopogonidae, Chironomidae, Mycetophilidae, Bibionidae, Sciaridae, Cecidomyiidae, Psychodidae, Empididae и Dolichopodidae.

Наибольший вклад в изучение вымерших двукрылых внесли работы Лева (H. Loew), Гандлирша (A. Handlirsch), Коккереля (T. Cockerell), Менье (F. Meunier), Скаддера (S. Scudder), Теобальда (N. Theobald), Шатца (G. Schatz), Хеннига (W. Hennig), Б.Б. Родендорфа, Н.С. Калугиной, В.Г. Ковалева. Каталог вымерших двукрылых составлен Эвениусом (Evenhius, 1994). В дальнейшем обзор вымерших родов и семейств Brachycera – Orthorrhapa был сделан Нагатоми и Динг Янгом (Nagatomi, Ding Yang, 1998).

Впервые двукрылые появляются в геологической летописи в верхнем триасе (рис. 30, *1*; 31, *1*). Самые древнейшие двукрылые представлены типулоидоподобными формами, близкими к современным Tanideridae. В триасе двукрылые еще очень редки, составляя менее 1% от всех находок насекомых. Как предки двукрылых рассматриваются скорпионницы из подотряда Mesopsychina. Обособление двукрылых связывают с усилением роли полета у имаго и превращением задних крыльев в жужжальца, а у личинок – с переходом к обитанию в полужидких субстратах и потерей конечностей, хотя последнее может быть связано также с обитанием в узких щелевых пространствах.

В начале юры двукрылые – уже довольно многочисленная группа, представленная частично несколькими вымершими семействами и частично се-

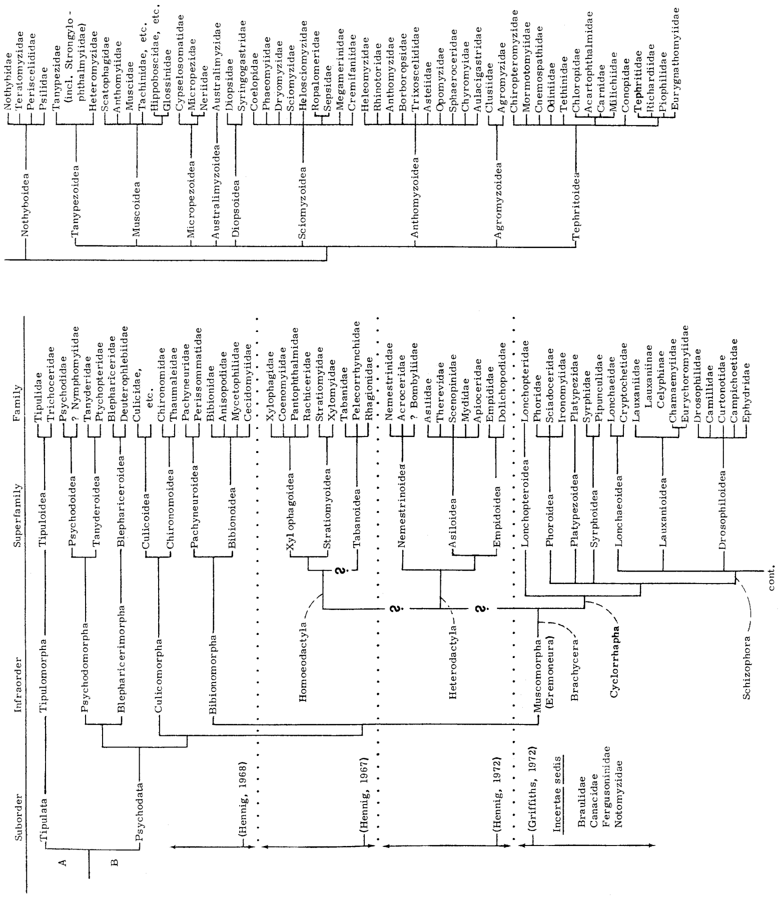


Рис. 29. Дендрограмма отряда Diptera, показывающая взаимоотношения подотрядов, инфраотрядов, надсемейств и семейств.

По: Steyskal, 1974, основана на представлениях Hennig, 1967, 1968; Griffiths, 1972.

мействами, живущими и в настоящее время. Последние относятся в основном к длинноусым (типулоидам, анизоподоидам и мицетофилоидам), однако появляются уже и редкие короткоусые – азиломорфы. В поздней юре двукрылые становятся довольно многочисленными. Кроме вымерших семейств, хорошо представлены существующие и теперь семейства Limoniidae, Trichoceridae, Chaoboridae, Rhagionidae и даже паразитические Acroceridae. Юрский период эволюции двукрылых характеризуется небольшой долей

короткоусых с преобладанием Rhagionidae и ряда вымерших семейств, причем доля вымерших семейств достигает 38%. Описано довольно большое число семейств, обычных в юре и исчезающих к началу мелового периода (Crossaphidae, Archisargidae, Protopleciidae и другие).

Продвинутые формы, относящиеся к низшим круглошовным двукрылым, появились в раннемеловое время. Для раннего мела характерно также замещение в водной среде архаичных хаоборид подсемейства Chironomapterinae более продвинутыми Chironomidae, особенно из подсемейства Chirinominae, личинки которых – фильтраторы. Они становятся господствующей группой среди водных двукрылых, сохраняя это положение и в настоящее время. Из нижнего мела известны и первые кровососущие двукрылые, представленные москитами (Phlebotomidae), а в позднем мелу существовали уже многочисленные мокрецы (Ceratopogonidae).

В наземной фауне примитивные мезозойские мицетофилоиды семейства Mesosciophilidae замещаются современным семейством Mycetophilidae; его основные трибы и первые представители некоторых современных родов появляются уже в раннем мелу. В верхнем мелу – палеоцене отмечено появление более продвинутых триб. Всего в мелу найдены 28 родов Mycetophilidae, из них 8 дожили до настоящего времени. Считается, что вначале произошел переход личинок мицетофилид от сапромицетофагии к обитанию на поверхности и внутри карпофоров ксилотрофных грибов, а в раннем кайнозое они освоили карпофоры шляпочных грибов. К началу мела теряют доминирующее положение такие семейства теперь уже вымерших бибиономорф, как Pleciomimidae и Pleciofungivoridae. В раннем мелу появляются Bibionidae и Scatopsidae, а в позднем мелу – такие семейства, как Sciaridae, Pleciidae, Bombyliidae и Dolichopodidae. Уже в раннемеловой период в наземной фауне доминируют эмпидоиды, азилоиды и фороморфы, а доля вымерших семейств снижается до 14-20%. Значительно возрастает разнообразие мускоморфных двукрылых, хотя они еще редки. К концу мела появляются Phoridae, Syrphidae, Pipunculidae и некоторые мускоидные двукрылые. В самом начале мела появляются Lestremiidae и Platypezidae с личинками-мицетофагами. Верхнемеловая фауна довольно существенно отличается от нижнемеловой: в этот промежуток времени наблюдается очень быстрая эволюция среди высших мускоморфных двукрылых с появлением многих современных семейств в этой группе. Однако в мезозое, по-видимому, отсутствовали двукрылые с личинками-фитофагами – потребителями вегетативных органов растений.

Палеогеновая фауна уже весьма сходна с современной, хотя представителей мускоидных двукрылых еще немного, и некоторые семейства (например Tachinidae и Tephritidae) еще отсутствуют. В целом для палеогена характерно

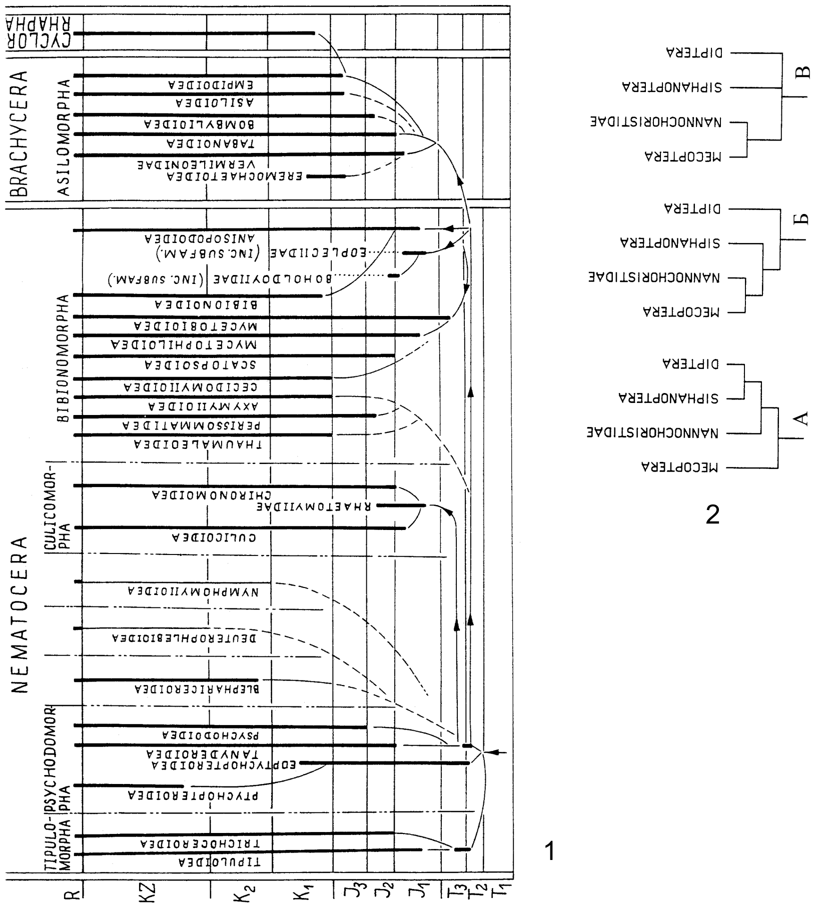


Рис. 30. Схемы филогенетических взаимоотношений в отряде двукрылых и с родственными им группами насекомых:

1 – схема филогенетических отношений в отряде Diptera; *2* – схемы филогенетических взаимоотношений отряда двукрылых с родственными им группами насекомых (в таксоне Antliophora).

J – юра, *K* – мел, *KZ* – кайнозой, *R* – настоящее время, *T* – триас.

1 – по: Ковалев, 1987; 2А – по: Wood, Borkend, 1989; 2Б – по: Willmann, 1989; 2В – по: Griffiths, 1990.

обилие Pleciidae, Keroplatidae, Macroceridae и других примитивных мицетофилоидов. В конце олигоцена – начале миоцена среди ископаемых остатков двукрылых заметную роль начинают играть семейства с личинками-копро-

фагами и некрофагами. Несомненно, это связано с развитием травянистых сообществ и появлением крупных травоядных млекопитающих. Появляются также такие растительноядные формы, как Tephritidae. В неогене фауна приобретает уже современный по таксономическому составу облик.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Двукрылые насекомые – один из 4 крупнейших отрядов насекомых. До 1980 г. в мировой фауне насчитывалось около 120 000 видов; по более поздним оценкам число видов может быть 150-250 тысяч, учитывая еще неописанные виды. Распространены двукрылые всесветно, заселяя и океанические острова. Наиболее северные и южные точки нахождения двукрылых относятся к семейству Chironomidae – в Гренландии на широте 82°33' с.ш. и в Антарктиде (Земля Грейама) 64-65°27' ю. ш. Преобладающее большинство семейств распространено всесветно; по крайней мере, это относится к 118 семействам. Еще 57 семейств имеют широкое распространение, но неизвестны только в 1-2 зоогеографических областях, чаще всего в Австралии; Австралии и Неотропической области; Австралии и Афротропической области. Таким образом 2/3 семейств очень широко распространены. Это относится ко всем крупным семействам и ко многим немногочисленным по числу видов. Только 35 семейств ограничены в своем распространении одной зоогеографической областью; из них большинство (21 семейство) относится к серии Acalyptrata. Часть этих семейств многими авторами не принимается как самостоятельные семейства, а рассматриваются как подсемейства или даже трибы. Наибольшее число эндемичных семейств отмечено в Голарктике. В какой-то мере это можно объяснить лучшей изученностью этого региона. Только в Голарктике распространены из Nematocera: Synneuridae, Axymyiidae, Cramptonomyiidae, Nymphomyiidae, Pachyneuridae; из Brachycera – Orthorrhapha: Atelestidae, Coenomyiidae, Hylarimorphidae, Xylophagidae; из Cyclorrhapha: Acartophthalmidae, Campichoetidae, Chyropteromyzidae, Cremifaniidae, Neottiophilidae, Eurygnatomyiidae, Phaeomyiidae, Risidae. Заслуживает внимания, что 5 семейств, эндемичных для Голарктики, относятся к Nematocera. Эти семейства принадлежат к филогенетически древним группам двукрылых и могут рассматриваться как филогенетические реликты. Обе части Голарктики несколько различаются по составу семейств двукрылых. Следующие семейства известны в Палеарктике, но исходно не встречались в Неарктике: Chyropteromyzidae, Phaeomyiidae, Risidae, Camillidae, Megamerinidae, Xenasteidae, Cryptochetidae. В свою очередь несколько семейств, известных

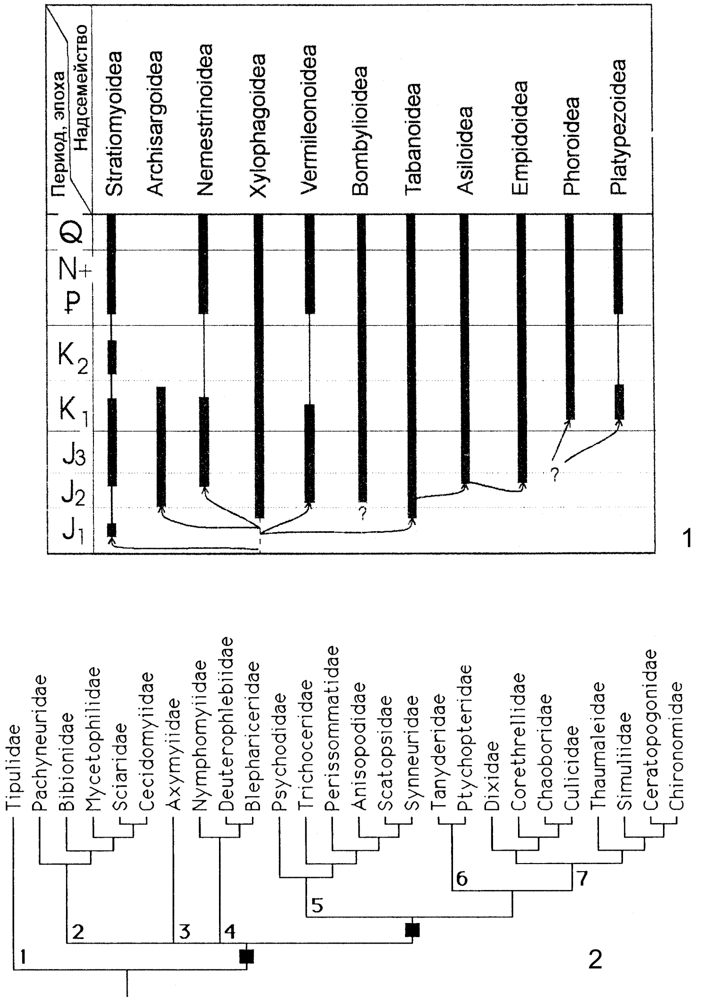


Рис. 31. Схема временного распределения и взаимоотношений надсемейств и семейств разных групп Diptera:

1 – схема временного распределения и взаимоотношений надсемейств Orthorrhapha и низших Cyclorrhapha; **2** – филогенетические взаимоотношения надсемейств и семейств Nematocera.

1 – Tipulomorpha, *2* – Bibionomorpha, *3* – Axymyiomorpha, *4* – Blephariceromorpha, *5* – Psychodomorpha, *6* – Ptychopteromorpha, *7* – Culicomorpha.

J – юра, *K* – мел, *N* – неоген, *Q* – четвертичный период, *P* – палеоген.

1 – по: Мостовской, 1999; 2 – по: Wood, Borkend, 1989.

из Неарктики, не встречается в Палеарктике: Apioceridae из Brachycera – Orthorrhapha; Ropalomeridae, Rhinotoridae, Richardiidae, Stylogastridae из Acalyptrata и Cuterebridae из Calyptrata. Это в основном семейства неотропического распространения, заходящие в Неарктику.

По вышедшим в разное время (начиная с 1965 г.) каталогам двукрылых насекомых различных зоогеографических регионов земного шара известно нижеприведенное количество видов, родов и семейств. При сравнении этих цифр следует учитывать следующее: каталоги выходили в разное время; различия в числе семейств частично определяются различиями в трактовке самостоятельности отдельных семейств разными авторами; каталог Неотропической области не закончен; каталог Палеарктической области практически закончен, но завершающий том, где будут опубликованы цифры, еще не вышел. В Австралазийской области зарегистрированы 15764 вида и 2021 род из 116 семейств (Evenhius, 1989); в Афротропической области – 16318 видов и 2009 родов из 95 семейств (Crosskey, 1980); в Ориентальной области – 15964 вида, 1877 род из 101 семейства (Delfinado, Hardy, 1977); в Неарктической области – 16130 видов, 1971 род из 104 семейства (Stone et al, 1965). В России по оценочным данным обитают 12528 видов из 129 семейств, однако следует учитывать слабую изученность многих групп, особенно среди мелких Nematocera и Acalyptrata.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ

Преобладающее большинство двукрылых откладывает яйца, и их жизненный цикл состоит из следующих последователных стадий: яйцо, личинка, куколка, взрослое насекомое, или имаго. Число откладываемых яиц очень различно; имеются как *к*-, так и *R*-стратеги. Многие самки отыскивают субстрат для развития личинок и откладывают яйца вблизи него, на него или вводят яйцо внутрь субстрата. Большинство фитофагов, некрофагов, копрофагов и ряд паразитических форм, а также водные и почвенные двукрылые откладывают яйца подобным образом. Ряд паразитических форм из семейств Acroceridae и Bombyliidae разбрасывает огромное число яиц, и личинка сама отыскивает хозяина. Личинка претерпевает несколько линек и соответственно проходит несколько возрастов. Число возрастов у длинноусых и низших короткоусых двукрылых обычно до 7 и не строго фиксировано; у высших циклорафных двукрылых оно строго фиксировано – только 3. Куколка всегда с плотно приклеенными придатками (pupa obtecae), может помещаться свободно (крайне редко находится в коконе), или у всех циклорафных двукрылых окукливание происходит внутри отвердевшей шкурки личинки последнего возраста, так называемого *пупария*. Кроме циклорафных двукрылых, у неко-

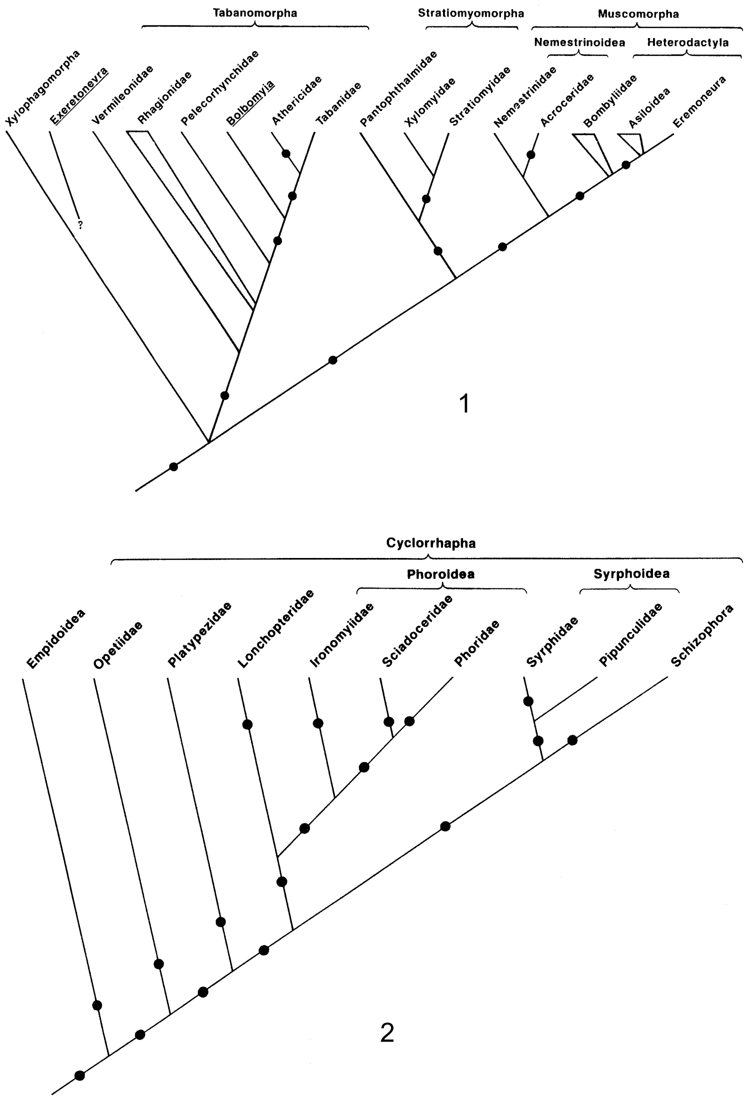


Рис. 32. Кладограммы, показывающие взаимоотношения между основными таксонами Brachycera:

1 – между основными таксонами низших Brachycera; *2* – между основными таксонами Brachycera – Cyclorrhapha.

1 – по: Sinclair et al., 1993; 2 – по: Cumming et al., 1995.

торых других (например, Cecidomyiidae, часть Stratiomyiidae) окукливание также происходит внутри личиночной кутикулы. У части высших двукрылых (особенно у некоторых некрофагов и копрофагов) известно так называемое *яйцеживорождение*. В этом случае в яйце имеется уже сформированная личинка, и сразу же при откладке яйца она выходит из его оболочки. У некоторых Muscidae из яйца может рождаться сразу личинка 2-го или даже 3-го возраста.

Имеется у двукрылых (особенно паразитических форм) и настоящее живорождение, когда уже в яйцевых протоках самки имеются личинки без хориона. Все носоглоточные овода „вбрызгивают" в носоглоточную полость живых личинок. Некоторые двукрылые с кровососущими имаго откладывают не яйца и не личинок младших возрастов, а уже совсем взрослую, закончившую питание личинку. Такая личинка проходит весь цикл развития в половых путях самки и питается выделениями специальных желез самки, предназначенных для ее кормления. В половых путях самки развивается только одна личинка, а после ее рождения – следующая. Взрослая личинка сразу же после того, как она покидает половые пути самки, окукливается, потому ранее этих двукрылых называли *куклородными*. Такое развитие имеется у ряда паразитических неродственных семейств. Из палеарктических двукрылых такой тип жизненного цикла известен у Hippoboscidae, Nycteribiidae и Streblidae, из внепалеарктических двукрылых – у Glossinidae, так называемых *мух це-це*. Сходный тип развития свойствен и некоторым тропическим видам фитофагам из семейства Chloropidae, но у них отложенная личинка еще продолжает питание в растении.

Скорость развития двукрылых обычно весьма велика; особенно обитающих в таких быстро изменяющихся средах, как трупы, плодовые тела грибов, отдельные порции помета животных, разнообразные гниющие субстраты. Период жизни личинок – от 7-10 дней до месяца или (реже) нескольких месяцев, но жизненный цикл некоторых почвенных форм (у сапрофагов, особенно в высоких широтах; у хищников при отсутствии пищи) может затягиваться до нескольких лет.

Среди двукрылых встречается также *педогенез*, т.е. размножение на личиночной стадии. Размножение в личиночной стадии резко повышает интенсивность размножения. Он возникает у тех галлиц, которые развиваются при обильных ресурсах питательных веществ. Обычно педогенез сочетается со сложным и нерегулярным циклом смены поколений. При этом сменяются несколько последовательных поколений педогенетических личинок. Внутри тела личинки, или псевдокуколки созревают дочерние личинки, которые выходят в наружную среду через разрывы покровов. Число дочерних личинок варьирует у разных видов от 30 до 90. Сроки развития личинок сокращаются

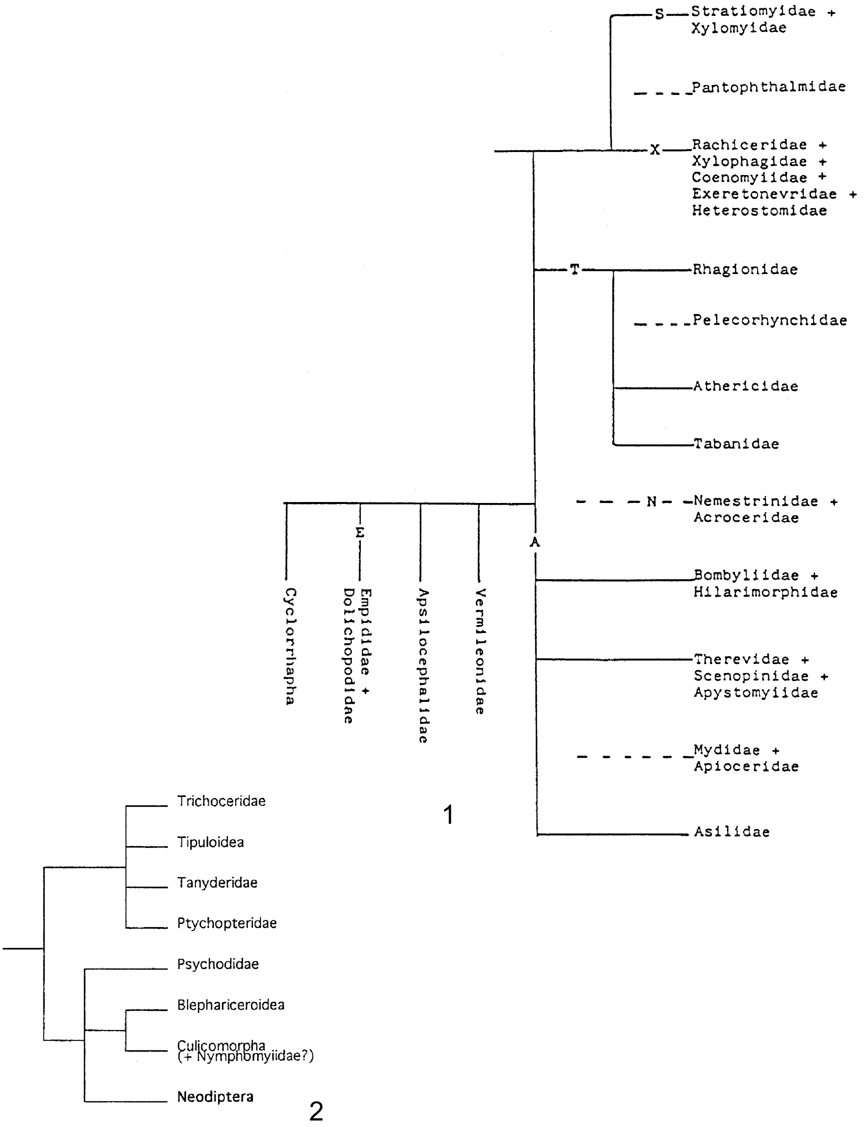


Рис. 33. Кладограммы, показывающие взаимоотношения между таксонами Diptera:

1 – между таксонами низших Brachycera; *2* – положение Neodiptera.
A – Asiloidea, *N* – Nemestroidea, *S* – Stratiomyoidea, *T* – Tabanoidea, *X* – Xylophagoidea.
1 – по: Nagatomi, 1998; 2 – по: Michelsen, 1996.

до 3-6 суток. Педогенетические личинки могут давать либо опять таких же педогенетических личинок, либо личинок, которые нормально растут, окукливаются и дают самцов и самок. Затем имаго спариваются, и самки откладывают оплодотворенные яйца, из которых выходят опять педогенетические личинки. Число откладываемых яиц в этом случае очень невелико, иногда только 2, причем в каждом яичнике созревает только по 1 яйцу. Тип каждого поколения определяется температурными условиями или связан с перенаселенностью колоний и недостатком пищи. Педогенез известен у личинок комариков из 12 родов семейства Lestremiidae, из триб Heteropezini, Moechniini, Micromyiini. Все эти формы развиваются в гниющей древесине. Процесс дезимагинизации (т.е. размножение неполностью развитых имаго) отмечен также у некоторых Chironomidae и Sciaridae, в частности у живущего в теплицах и вредящего огородным культурам комарика *Pnyxia scabiei* Hopkins.

БИОЛОГИЯ ВЗРОСЛОГО НАСЕКОМОГО

Двукрылые – насекомые с полным превращением, поэтому облик, среда обитания и характер питания личинки и взрослой формы резко отличны. В преобладающем большинстве взрослые двукрылые – наземные животные, не связанные непосредственно с водой, хотя многие встречаются возле водоемов и водотоков. Большинство двукрылых – крылатые формы и хорошие летуны, мелкие формы переносятся воздушными потоками. Немногие из имаго двукрылых вступают в кратковременный контакт с водой только во время яйцекладки, причем некоторые (Nymphomyiidae, некоторые Chironomidae, Scathophagidae) при этом могут погружаться в воду. Однако немногие из них контактируют с водой более постоянно: самки Nymphomyiidae погружаются при откладке яиц в воду и некоторое время живут под водой; некоторые Chironomidae (в частности, из *Clunio* Haliday) бегают по поверхности моря иногда вдали от берега, взлетают и снова садятся на поверхность. Мухи рода *Hydrophorus* Fallén из Dolichopodidae бегают по поверхностной пленке пресных водоемов, как клопы-водомерки, охотясь на падающих в воду насекомых. Также бегают по поверхности воды виды рода *Ephydra* Fallén из Ephydridae.

Период активности имаго и расселение

Большинство двукрылых – дневные животные и активны при ярком солнечном освещении. Летная активность может уменьшаться при сильном ветре. Среди Nematocera представители многих семейств (Culicidae, Tipulidae, Limoniidae, Chironomidae, Ceratopogonidae и ряд других) более активны в сумеречные часы утром и вечером, перед и после захода солнца. Однако большее влияние на их активность, возможно, оказывает не степень осве-

щенности, а более высокая влажность воздуха в эти часы. Сумеречная активность лёта свойственна мухам семейства Pyrgotidae, личинки которых паразитируют в пластинчатоусых жуках. Самки откладывают яйца на тело жуков, и мухи активны в те же часы, что и их хозяева. Что касается сезонов года, то практически в каждом семействе имеются группы видов, приуроченные к определенным сезонам вегетационного периода. Только немногие семейства обнаруживают общую тенденцию к активности в ограниченный период. Например, имаго Trichoceridae активны поздней осенью, почему названы *зимними комарами*. Поздней осенью и в период оттепелей зимой на снегу активны бескрылые комары рода *Chionea* Dalman из семейства Limoniidae. Позднеосенняя активность характерна также для некоторых мух из семейства Heleomyzidae.

Расселение осуществляется также в основном взрослыми насекомыми. Многие двукрылые обладают быстрым и маневренным полетом. Известно, что некоторые слепни на коротком расстоянии могут достигать скорости до 70 км/ч, однако в основном двукрылые (особенно мелкие) переносятся на далекое расстояние воздушными потоками. Двукрылые составляют значительную часть так называемого *воздушного планктона*. Паразитические бескрылые двукрылые (например, Nyctrebiidae) переносятся своими хозяевами – летучими мышами. Существенным фактором развоза двукрылых (особенно синантропных форм и некоторых фитофагов) является человек и его развитая система транспорта. Благодаря деятельности человека ряд видов имеет космополитическое распространение. Двукрылые как отряд распространены всесветно, в том числе и на удаленных океанических островах, где много эндемичных бескрылых форм.

Особенности имагинального питания

Большинство имаго имеет хорошо развитый ротовой аппарат. Значительные и разнообразные модификации ротового аппарата в пределах отряда свидетельствуют о том, что имагинальное питание сыграло в эволюции отряда большую роль. Большинство имаго двукрылых, имеющих неспециализированное строение ротового аппарата, питается свободными жидкостями. Это могут быть любые жидкости, начиная со свежего сока, вытекающего из ран стволов деревьев, стеблей травянистых растений, медвяной росы, выделяющейся сосущими насекомыми, сахаристых жидкостей, выступающих после дождя на растениях, и кончая жидкостями, выступающими на гниющих плодах, других растительных и животных остатках, или на навозе и трупах. Сюда же можно отнести виды, питающиеся выделениями из глаз, носа и ран позвоночных животных. Это – некоторые Muscidae, Drosophilidae и Cryptochetidae. Виды, подлизывающие выделения из ран, могут потреблять и кровь. Все эти

формы не обладают специально адаптированным хоботком к прокалыванию кожи позвоночных, хитина насекомых или доставанию нектара из глубоко лежащих нектарников; они питаются любыми свободными жидкостями, хотя, возможно, некоторые имеют выраженные пищевые предпочтения. Подобные среды содержат огромное количество различных микроорганизмов, бактерий и дрожжевых грибков, которые, вероятно, также используются в пищу. Часть двукрылых может выделять (через хоботок) слюну на твердую пищу и размягчать ее, как, например, комнатная муха. Многие из этих двукрылых с неспециализированным хоботком посещают цветки растений (особенно мелкие, с открытыми нектарниками), в основном соцветия зонтичных, лютиковых, розоцветных. Особенно многочисленны разнообразные двукрылые на крупных зонтиках зонтичных. Здесь можно встретить представителей большинства семейств двукрылых. Возможно, двукрылые посетители цветков являются опылителями, но их роль как переносчиков пыльцы не исследована с достаточной полнотой.

Афагия

Афагия и редукция ротовых органов достоверно известны у многих форм. Это – паразитические формы, личинки которых получают обильное протеиновое питание. Имаго не питаются у части Acroceridae, некоторых Mydidae и Bombyliidae из прямошовных короткоусых и всех видов различных семейств оводов (Gasterophilidae, Oestridae, Hypodermatidae). Ряд форм из длинноусых двукрылых (особенно мелких и с коротким периодом имагинальной жизни из семейств Sciaridae, Chironomidae, Cecidomyiidae, Lestremiidae, Limoniidae) также, по-видимому, не питаются, хотя имеют развитые ротовые части.

Хищничество

Хищничество – специфический тип питания и требует специальной структуры ротовых частей. Этот тип питания известен у многих двукрылых. Хищные двукрылые питаются в основном представителями других отрядов насекомых, и их ротовые органы приспособлены для прокалывания кутикулы. Среди длинноусых двукрылых хищники практически отсутствуют: хищный образ питания известен только у некоторых Ceratopogonidae. Многочисленны хищники среди прямошовных короткоусых. Это – мухи семейств Asilidae, Leptogastridae, Empididae, Hybotidae, Atelestidae и Dolichopodidae. Среди круглошовных двукрылых хищничество известно лишь у отдельных групп или родов в семействах Ephydridae, Muscidae и Scathophagidae. Хищники различаются по размерным классам, наиболее крупные – Asilidae (*Satanas gigas* Eversmann – до 5 см в длину), хотя среди них известны и мелкие формы. Представители других семейств значительно мельче; много

мелких форм среди Empididae, Atelestidae, Hybotidae и Dolichopodidae. Немногие двукрылые из Ceratopogonidae питаются, высасывая гемолимфу у крупных насекомых: стрекоз, гусениц бабочек; некоторые Anthomyiidae – из саранчевых.

Для некоторых мелких двукрылых известно очень специфическое хищничество, называемое *клептопаразитизмом*. Они нападают на насекомых, попавших в ловчие сети пауков. Такой способ нахождения жертв известен у некоторых Ceratopogonidae, Microphoridae, Milichiidae и некоторых тропических Chloropidae.

Гематофагия

Кровососание можно рассматривать как специфическую форму хищничества. *Гематофагами* называют формы, которые питаются кровью позвоночных, в основном теплокровных, птиц и млекопитающих. Питание кровью пойкилотермных животных изучено недостаточно. Известно, что немногие Ceratopogonidae нападают на амфибий, некоторые Phlebotomidae и Glossinidae питаются на рептилиях, но основная масса кровососов потребляет кровь теплокровных. Кровососание известно в 12 семействах двукрылых; среди длинноусых это – Culicidae, Simuliidae, Phlebotomidae и многие Ceratopogonidae. Среди короткоусых прямошовных это – Tabanidae, преобладающее большинство которых кровососы, и немногие Rhagionidae. У всех этих групп двукрылых кровь сосут только самки, которым необходимо протеиновое питание для созревания яиц. Часто первая порция яиц откладывается сразу после вылупления имаго без кровососания (*автогенный цикл*), но для созревания следующих порций яиц необходимо питание кровью. Для большинства кровососов из семейств Culicidae, Ceratopogonidae, Phlebotomidae и Tabanidae известно явление *гонотрофической гармонии*. Это означает, что созревание яиц наступает только в том случае, если самка потребляет известную, строго определенную порцию крови. Если крови выпито меньше, то эта порция переваривается, а развития яиц не происходит.

Самцы из перечисленных семейств кровососов кровь не потребляют, они питаются свободными жидкостями или нектаром. Ротовые органы кровососов из длинноусых прямошовных и короткоусых приспособлены к прокалыванию кожи. Они составлены из вытянутых и зазубренных на концах мандибул, максилл, эпифаринкса и гипофаринкса, которые поддерживаются нижней губой.

Среди циклорафных двукрылых также известно кровососание: у одних с адаптацией к прокалыванию кожи животных и у других – к расцарапыванию покровов жертвы и подлизыванию. Некоторые Muscidae, Carnidae и все пред-

ставители семейств Hippoboscidae, Glossinidae, Streblidae и Nycteribiidae питаются кровью. Большинство видов Hippoboscidae и *Carnus hemapterus* Nitzsch из Carnidae нападает в основном на птиц, но среди Hippoboscidae известны и кровососы млекопитающих. Виды семейств Streblidae и Nycteribiidae – специфические кровососы летучих мышей; имаго – бескрылые, и круг потребителей ограничен немногими видами летучих мышей. Hippoboscidae и Carnidae имеют крылья при вылуплении из куколки, но они обламывают их, когда попадают на хозяина-прокормителя. Среди Muscidae кровососы – виды трибы Stomoxidini и виды рода *Hydrotaea* Robineau-Desvoidy, а из внепалеарктических семейств наиболее известны кровососущие мухи це-це (семейство Glossinidae). У высших двукрылых прокалывающие мандибулы и максиллы отсутствуют, а колющий хоботок возникает вторично, путем изменения лижущего хоботка.

Нектарофагия и полинофагия

Многие двукрылые посещают цветки растений, особенно с открытыми, не глубоко лежащими нектарниками. Специфическими приспособлениями к доставанию глубоко лежащего нектара обладают относительно немногие формы. Удлиненные хоботки, приспособленные к высасыванию нектара, имеются даже у некоторых длинноусых (например, виды *Elephantomyia* Osten-Sacken из Limoniidae), однако наибольшее число подобных приспособлений встречается среди короткоусых. Многие виды семейств Bombyliidae, Acroceridae, Nemestrinidae, Conopidae обладают длинными невтягивающимися хоботками. Большинство антофильных Syrphidae, Muscidae, Tachinidae и других высших двукрылых потребляют как нектар, так и пыльцу растений. Антофильные двукрылые играют важную роль в опылении растений.

Размножение

Двукрылые насекомые – двуполые животные, спаривание и оплодотворение предшествуют созреванию и откладке яиц. У немногих форм известен партеногенез, и самцы неизвестны или очень редки. Партеногенез отмечен у некоторых Lonchopteridae, Psychodidae, Chironomidae и Drosophilidae. Спаривание происходит в полете или на субстрате. Спариванию у многих форм (особенно среди Nematocera) предшествует роение, например у Chironomidae, Culicidae, некоторых типулоидных двукрылых, Empididae и некоторых Stratiomyidae из Brachycera – Orthorrhapha. Рои состоят из самцов и самок или только из самцов. У видов, которые образуют рои, самцы имеют обычно голоптические глаза. Самцы Empididae при спаривании предлагают самке пищевую жертву. У многих других двукрылых (ряда оводов, мух-шаровок и тахин) самцы концентрируются на возвыше-

ниях рельефа или над высоко поднимающимися над поверхностью предметами. По-видимому, такая концентрация облегчает встречу полов, особенно у редких видов. Установлено сперматофорное оплодотворение у ряда Diptera в семействах Ceratopogonidae, Chironomidae, Simuliidae и Thaumaleidae.

СРЕДЫ ОБИТАНИЯ И ТИПЫ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОК ДВУКРЫЛЫХ

Водные двукрылые

Экологические условия развития личинок двукрылых необычайно разнообразны, при этом водная среда занимает важное место. Предполагается, что исходным для личинок двукрылых было обитание в сильно увлажненных прибрежных субстратах, содержащих разлагающиеся остатки, в основном растительного происхождения. Впоследствии отдельные группы перешли к обитанию в водной среде. Такой переход происходил неоднократно, в разное время и разные периоды эволюции отряда. Водные и полуводные формы имеются среди представителей разных филетических линий развития. Наибольшее количество водных двукрылых принадлежит к подотряду Nematocera. Только среди Nematocera имеются семейства, надсемейства и даже инфраотряды, личинки всех видов которых (или практически всех) живут в воде. Таковы инфраотряды Blephariceromorpha с семействами Blephariceridae и Deuterophlebiidae; Culicomorpha с семействами Nymphomyiidae, Dixidae, Corethrellidae, Culicidae, Chaoboridae, Thaumaleidae, Simuliidae, Chironomidae и Ceratopogonidae (только среди двух последних имеются наземные личинки) и Ptychopteromorpha с семействами Ptychopteridae и Trichoceridae.

Среди еще двух инфраотрядов (Tipulomorpha и Psychodomorpha) водные личинки имеются в семействах Tipulidae, Limoniidae и Psychodidae. Только в двух инфраотрядах Nematocera нет водных личинок; это – Bibionomorpha и Axymyiomorpha. В подотряде Brachycera – Orthorrhapha связи с водной средой у личинок уже значительно ослаблены. Только в семействе Athericidae личинки всех видов живут в воде. В других семействах связь с водной средой характерна для части видов в семействах Stratiomyidae, Tabanidae, Empididae и Dolichopodidae. Лишь в семействах Stratiomyidae и Empididae формы с водными личинками таксономически обособлены, как подсемейства Clitellariinae и Stratiomyinae в первом и Clinocerinae и Hemerodromiinae во втором.

Еще слабее связи с водной средой у высших циклорафных двукрылых. Среди них нет целиком водных групп на уровне семейства, лишь в немногих подсемействах (таких как Eristalinae из Syrphidae, Tetanocerinae из

Sciomyzidae и Coenosiinae из Muscidae) практически все личинки водные. Среди Ephydridae и Scathophagidae только отдельные роды развиваются в воде.

По широте освоения различных водных сред двукрылые превосходят всех других насекомых. Кроме континентальных вод, немногие двукрылые из Chironomidae освоили также морские воды (подсемейство Clunioninae, роды *Thalassomyia* Schiner, *Clunio* Haliday, *Belgica* Jacobs, *Telmatogeton* Schiner, *Paraclunio* Kieffer). Все типы пресноводных местообитаний, летнические и летические экосистемы, а также болота и марши заселены двукрылыми. Личинки двукрылых живут во временных лужах, микроводоемах в пазухах листьев и дуплах деревьев, в родниках, болотах, ручьях, реках, озерах и водопадах. Многие личинки экологически пластичны к условиям обитания. Заселяют двукрылые слабо минерализованные воды, кислые воды и воды с высоким содержанием минеральных солей. Некоторые Stratiomyidae выдерживают засоление до 104 $г/л^{-1}$. Личинки некоторых двукрылых выносят высокую степень органического загрязнения (многие Syrphidae, Stratiomyidae, Ptychopteridae, Psichodidae). Некоторые Ephydridae развиваются в естественных горячих источниках. Высокая устойчивость личинок двукрылых, выработавшаяся в процессе эволюции этой группы насекомых, дает им широкие возможности для освоения новых местообитаний, создаваемых человеком. Личинки двукрылых заселяют водоемы, образующиеся в подвалах городских зданий, теплые воды охладителей атомных электростанций, стоки животноводческих ферм.

Личинки встречаются в пределах бентали, пелагиали и на поверхностной пленке. Большинство водных личинок двукрылых ведет придонный образ жизни или обитает во влажном грунте на берегах водоемов. Наиболее обычные донные обитатели – личинки Chironomidae (заселяющие в основном стоячие водоемы, но также и водотоки), некоторые Ceratopogonidae. Личинки хирономид могут обитать на достаточно больших глубинах (до 20 м). Глубоководные формы имеют замкнутую трахейную систему, или она отсутствует вовсе, а некоторые личинки хирономид содержат растворенный в гемолимфе гемоглобин. В придонных слоях, но на небольших глубинах (в основном в прибрежной зоне) обитают Athericidae, водные Muscidae, Tanyderidae, Tipulidae, Limoniidae, Tabanidae, Stratiomyidae, Ptychopteridae, Syrphidae. Это связано с тем, что их личинки (за исключением Athericidae – обитателей быстротекучих вод) имеют открытую трахейную систему. Функционирующие задние дыхальца часто расположены на удлиненных задних сегментах тела или длинных выростах (некоторые Syrphidae, Stratiomyidae, Ptychopteridae). Такое расположение дыхалец дает личинкам возможность более глубокого погружения.

Некоторые придонные формы, особенно развивающиеся в текучих водах, различным образом прикрепляются к камням, реже к водным растениям и другим водным предметам. Это – личинки Blephariceridae, Deuterophlebiidae, некоторые Psychodidae (Sycoracinae), Simuliidae. Относительно немногие двукрылые – обитатели толщи воды; к ним относятся почти все Culicidae и фантомные личинки Chaoboridae. У последних на базе трахейной системы формируется специфический гидростатический аппарат, позволяющий личинкам неподвижно висеть в толще воды, поджидая жертву.

Многие двукрылые обитают в таких местах, где имеется тонкая пленка текучей воды. Это – личинки некоторых Stratiomyidae (род *Oxycera* Meigen) и Thaumaleidae (у последних спинная сторона тела находится над поверхностью воды). На границе воды и воздуха обитают личинки Dixidae; их тело согнуто пополам, причем передний и задние концы погружены в воду, а середина тела приподнята и только покрыта тонкой поверхностной пленкой воды.

Разнообразные ресурсы водоемов и водотоков используются личинками двукрылых, которые принадлежат к разным трофическим группам. Преобладающее большинство их питается детритом, органическими взвесями и илом, микроскопическими организмами, одноклеточными водорослями. Сюда относятся такие массовые обитатели пресных вод, как большинство Chironomidae, многие Ceratopogonidae, Simuliidae, Culicidae, Psychodidae, Stratiomyidae, Syrphidae, многие Limoniidae, Tipulidae. Велика их роль в процессах самоочищения водоемов. Довольно много среди личинок двукрылых хищников, к которым относятся Tabanidae, Athericidae, Empididae, Dolichopodidae, Chaoboridae, Muscidae, Sciomyzidae, некоторые Limoniidae. Только немногие фитофаги – минеры водных растений (Cylindrotomidae, некоторые Chironomidae) или паразиты других водных животных.

Многие экономически важные виды (как кровососы и переносчики серьезных заболеваний) в стадии личинки живут в воде: кровососущие комары, мошки, мокрецы и слепни. С другой стороны, личинки двукрылых – важное звено в пищевых цепях пресноводных водоемов и водотоков. Особенно велико их значение как пищевого ресурса многих рыб (в том числе и промысловых) и водных и околоводных птиц. Первое место в пищевом рационе многих рыб занимают личинки Chironomidae и Simuliidae, а у птиц (особенно в высоких широтах) также личинки Tipulidae и Limoniidae.

Типы питания личинок

Питание личинок двукрылых крайне разнообразно, и они используют все главные типы питания, различающиеся по источнику, из которого получают вещество и энергию: сапрофагию – из цепей разложения, фитофагию – от

живых растений, мицетофагию – от грибов и плотоядность (хищничество, включая паразитизм) – от других животных. Трудности установления типа питания связаны с тем, что личинки многих видов не имеют узкой специализации и могут потреблять разную пищу в зависимости от ситуации; личинки одного вида, но разных возрастов могут питаться по-разному. Кроме того, в ряде случаев бывает трудно установить границу между местообитанием и употребляемым в пищу веществом: часто это требует экспериментальной проверки. При большом числе видов двукрылых и сложности таких экспериментов результаты трудно достижимы, поэтому ниже типы питания охарактеризованы в самых общих чертах. Разграничительные линейные границы в мире живого часто провести трудно или даже невозможно. В целом многим семействам двукрылых свойствен определенный (в некотором приближении) тип питания личинок в пределах семейства: например, минирование растений у Agromyzidae, фитофагия у Tephritidae, хищничество у Empididae, Dolichopodidae, Chamaemyiidae, паразитизм у Pipunculidae, Cryptochetidae, Tachinidae. В других семействах, напротив, в пределах семейства могут встречаться все типы питания, но у отдельных триб или родов наблюдается специализация по источникам пищи.

Неспециализированая сапрофагия

Огромное большинство личинок двукрылых можно отнести к сапрофагам. В известной мере экологическая роль двукрылых – в переработке отмирающей органики, и они получают вещество и энергию из цепей разложения. *Сапрофагами* называют животных, питающихся разлагающимися остатками растительного и животного происхождения, детритом. Точный характер питания этой группы организмов обычно не выяснен: кроме непосредственно продуктов разложения, они потребляют микроорганизмы и грибы, в массе поселяющиеся на таких субстратах и способствующие их разложению. Точные экспериментальные исследования питания могут показать,- что из всей массы веществ и организмов, имеющихся в среде разложения, личинки определенного вида потребляют очень ограниченный набор. Например, личинки Drosophilidae в основном потребляют дрожжевые грибки, личинки Lonchopteridae – в основном споры некоторых грибов. Сапрофагия и, как частный случай, *детритофагия* широко распространены среди длинноусых двукрылых, в основном обитателей почвы и подстилки. Преимущественно сапрофагами являются личинки Tipulidae, Limoniidae, Psychodidae, Ceratopogonidae, Anisopodidae, Sciaridae, Scatopsidae, Bibionidae, Pleciidae. Среди прямошовных короткоусых двукрылых сапрофаги известны лишь среди Stratiomyiidae, в основном это – виды подсемейств Beridinae и Sarginae.

Сапрофагия как основной тип питания свойственна многим семействам круглошовных двукрылых. Это – Lonchopteridae, Phoridae многие Syrphidae, Micropezidae, Calobatidae, Otitidae, Platystomatidae, Heleomyzidae, Canacidae, Coelopidae, Sphaeroceridae, Ephydridae, Drosophilidae, Muscidae и др. В качестве сред обитания служит подстилка, опавшая листва, отмирающие остатки растений (Lauxaniidae, Sphaeroceridae, Lonchopteridae, Otitidae), загнивающие сочные плоды (Drosophilidae, некоторые Lonchaeidae), выброшенные и гниющие морские водоросли (Canacidae, Coelopidae, некоторые Muscidae).

Дальнейшие исследования позволят выделить из этой массы двукрылых узко специализированных, по-видимому, в основном микромицетофагов, потребителей гифов грибов, спор микроскопических грибов, дрожжевых грибков или бактерий.

Специализированная сапрофагия

К этим формам можно отнести обитателей и потребителей навоза (*копрофагов*), гниющей и отмирающей древесины и коры (*сапроксилофагов* и *сапрофлеофагов*) и потребителей трупов (*некрофагов*).

Ксило- и флеобионты

Обитающим в древесных стволах и под корой двукрылым свойственны разные типы питания. Среди них можно выделить сапроксилофагов, мицетоксилофагов, некрофагов, потребляющих мертвые тела других обитателей. Древесина в широком смысле (включая кору и ее внутренние слои – луб) – слишком твердый субстрат для не обладающих мощными челюстями личинок двукрылых, поэтому двукрылые в основном заселяют либо сильно разложившуюся древесину, либо проникают в нее по ходам других древогрызов, в основном жуков. Самостоятельно проделывать ходы в толще древесины способны лишь личинки Axymyiidae, обладающие мощными мандибулами грызущего типа, но питаются личинки аксимиид не древесиной, а развивающимися на стенках ходов амброзийными грибами и продуктами их жизнедеятельности. Другие ксилофильные двукрылые питаются также поселяющимися на древесине грибами, микроорганизмами или переработанной ими древесиной и лубом и другими продуктами жизнедеятельности этих микроорганизмов. В разлагающейся отмирающей древесине и лубе живут личинки большинства семейств Nematocera (исключая водные формы), а именно многие Tipulidae, Limoniidae, Tanyderidae, Pachyneuridae, Cramptonomyiidae, Hesperinidae, Bibionidae, Ditomyiidae, Sciaridae, Synneuridae, Canthyloscelidae, Trichomyiidae, Scatopsidae.

Некоторым длинноусым двукрылым свойственна далеко зашедшая специализация, связанная с развитием внекишечного пищеварения и редукцией головной капсулы и ротового аппарата. Это – два небольших семейства

Canthyloscelidae и Synneuridae, близкие к Scatopsidae. Их личинки обитают в рыхлых субстратах, образующихся на заключительных стадиях разложения древесины.

Среди прямошовных короткоусых двукрылых с древесиной и корой связано развитие немногих представителей из семейства Stratiomyidae, Rhagionidae, Therevidae, Asilidae, Dolichopodidae. Это – некрофаги или хищные формы, использующие древесину, кору, ходы ксилобионтных жуков только как место обитания. Развитие хищных личинок всех представителей семейств Xylophagidae и Xylomyiidae протекает в древесине. В других семействах с этой средой связаны только отдельные роды, реже подсемейства. Среди Stratiomyidae личинки Pachygasterinae обитают в разлагающейся древесине, ходах короедов. Вначале они питаются продуктами разложения, а в старших возрастах переходят к некрофагии.

Из Rhagionidae с древесиной связаны виды рода *Chrysopilus* Macquart. Некоторые Therevidae развиваются в трухе дупел. Среди Asilidae в древесине развиваются виды подсемейства Laphriinae. Из Dolichipodidae личинки *Medetera* Fischer известны как обитатели подкоровой зоны, но они – хищники других подкоровых обитателей.

Многие семейства из круглошовных двукрылых имеют связи с древесиной или подкоровой зоной ствола: Tanypezidae, Clusiidae, Megamerinidae, многие Otitidae, Ulidiidae, Piophilidae, Lonchaeidae, Odiniidae, Milichiidae, некоторые Syrphidae, Phoridae. Даже в семействах, в которых основным типом питания становится фитофагия (Tephritidae, Chloropidae, Agromyzidae), ряд генерализованных форм связан с древесиной и лубом. В древесине обитают многие хищники (например, Muscidae) особенно из подсемейства Phaoninae.

В целом значение разлагающейся древесины и коры как среды развития двукрылых весьма велико. С ней связано развитие многих семейств из различных филетических групп отряда. Это свидетельствует о значительной роли этой среды в эволюции отряда Diptera.

Копробионты

Многие двукрылые освоили для развития субстраты, связанные с деятельностью млекопитающих и птиц (гнезда, норы, остатки корма, экскременты). Часть личинок двукрылых развивается в ходах личинок жуков и бабочек в древесине, трухе, в травянистых растениях и также питается их экскрементами, но копрофагия на экскрементах беспозвоночных изучена слабо. Обычно копрофагами называют формы, обитающие в отдельных порциях или в скоплениях помета млекопитающих и птиц. Для большого объема экскрементов домашних животных обычно используют слово *навоз*. Эк-

скременты богаты различными полупереваренными и легко усвояемыми веществами, в них развиваются многочисленные микроорганизмы и грибы. Обитающие в них личинки двукрылых могут иметь различные типы питания. Сообщество личинок копрофагов привлекает и многочисленных хищников. С навозом связано развитие отдельных видов Trichoceridae и Chloropidae, многих Psychodidae и Ceratopogonidae, Scatopsidae, Sciaridae, Anisopodidae, некоторых Stratiomyidae (Sarginae).

Весьма многочисленны среди копрофагов представители высших круглошовных двукрылых. Почти все виды Sphaeroceridae, Sepsidae, некоторые Syrphidae, Otitidae, Milichiidae, Carnidae, Phoridae, Anthomyiidae, Lonchaeidae, Platystomatidae, Ulidiidae в личиночной стадии – копрофаги. Характерна копрофагия для Fanniidae, Muscidae, многих Sarcophagidae и Calliphoridae, части Scathophagidae. Многие виды из трех предпоследних семейств являются хищниками копробионтами, или тип питания у них меняется с возрастом: личинки младших возрастов – копрофаги, а взрослые личинки – хищники. Одна из особенностей представителей Muscidae, связанных с навозом – отрождение личинок 2-го и даже 3-го возраста.

Некоторые Sphaeroceridae (особенно в полупустынных и пустынных условиях) связаны с жуками-скарабеями и другими навозниками и развиваются в запасах навоза, в норках жуков. Sphaeroceridae и некоторые Heleomyzidae заселяют пещеры, где скапливаются экскременты летучих мышей. Небольшое внепалеарктическое семейство Mormotomyiidae целиком специализировано на экскрементах летучих мышей.

Из этой группы двукрылых формируется большая часть фауны поселений человека, которую обозначают как *синантропная фауна*. Имаго видов копрофагов (особенно высших калиптратных двукрылых), посещая навоз и фекалии, а затем жилища человека и продукты питания, являются разносчиками различных кишечных заболеваний.

Эта же группа двукрылых образует основу *синбовинной*, или *зоофильной фауны*, т.е. население двукрылых помещений для скота и пастбищ. В имагинальном состоянии многие из этих видов – активные кровососы (Stomoxidini из Muscidae) или посетители ран и выделений слизистых скота и досаждают ему на пастбищах и в стойлах.

Привлекает эта группа двукрылых для использования их для переработки навоза и помета птиц, скапливающегося на фермах, на удобрения.

Некробионты

Еще одну группу специализированных сапрофагов образуют потребители трупов беспозвоночных и позвоночных животных. Потребители трупов

беспозвоночных, как и копрофаги, изучены сравнительно плохо. Выше уже упоминались Pachygasterinae из Stratiomyidae – некрофаги в ходах короедов. На трупах и ослабленных насекомых и моллюсков развиваются некоторые представители Phoridae, Sciomyzidae, Chloropidae; погибшими насекомыми питаются личинки Mycetobiidae, Anisipodidae. В трупах позвоночных (как холоднокровных, так и теплокровных) создается особый ценоз, в котором личинки высших двукрылых играют основную роль. Однако отмечено развитие на трупах и личинок длинноусых двукрылых из семейства Trichoceridae. Обычна некрофагия для многих Phoridae, некоторых Acartophthalmidae, Dryomizidae, Spaeroceridae, Thyreophoridae, ряда Ephydridae, Milichiidae и Carnidae, однако основную массу потребителей трупов позвоночных составляют серые мясные мухи Sarcophagidae и синие мясные мухи Calliphoridae (это отражено в их русских названиях), а также Piophilidae.

Велика санитарная роль двукрылых-некрофагов, которые, наряду с другими некрофагами (в основном жуками), уничтожают трупы, а также способствуют возврату отмершего органического вещества в общий круговорот.

Известно также, что, используя сведения о сроках развития двукрылых, особенностях заражения ими трупов, можно получить достаточно ценные данные для криминалистики. В связи с этим появилось даже особое направление в энтомологии – *судебная энтомология*.

Мицетобионты и мицетофаги

Представители царства грибов и миксомицетов активно используются личинками двукрылых как пищевой субстрат. К настоящему времени известно, что в Палеарктике развиваются в грибах 700 видов Diptera (Яковлев, 1994). Поскольку эти сведения получены в основном при изучении фауны грибов европейской части региона, а азиатская часть Палеарктики изучена в этом отношении значительно слабее, то число видов, связанных с грибами, несомненно, увеличится. Известные мицетобионты относятся к 41 семейству двукрылых. Характер их связей с грибами и представленость в них мицетобионтов весьма различны. В 17 семействах все или большинство видов связаны с грибами. Это – прежде всего семейства Mycetophilidae, Diadociidae и Bolitophilidae из длинноусых двукрылых. Среди высших двукрылых исключительно с грибами связано только семейство Platypezidae. Можно предположить, что обособление и дальнейшая эволюция этих семейств определялась этими связями. Значительно число видов мицетобионтов и мицетофагов в семействах Limoniidae, Trichoceridae, Cecidomyiidae, Sciaridae, Ceratopogonidae, Scatopsidae, Phoridae, Syrphidae, Drosophilidae, Heleomyzidae, Sphaeroceridae, Anthomyiidae, Muscidae и Fanniidae.

Во второй группе семейств (Chironomidae, Tipulidae, Psychodidae, Keroplatidae, Anisopodidae, Asteiidae, Sepsidae, Piophilidae и Chloropidae) число видов мицетофагов относительно невелико (5-7 видов). В остальных семействах (Stratiomyidae, Syrphidae, Dolichopodidae, Lonchaeidae, Scenopinidae, Dryomyzidae, Empididae, Rhagionidae, Platystomatidae, Sepsidae, Lauxaniidae, Carnidae, Ephydridae, Anthomyzidae) с грибами связаны только единичные виды, и их находки в грибах немногочисленны.

Во многих из перечисленных семейств существуют обособленные роды, облигатно связанные с грибами (например, в семействах Ditomyidae, Keroplatidae, Limoniidae, Drosophilidae, Chloropidae). В ряде других семейств (особенно среди круглошовных) *мицетобионты* и *мицетофаги* образуют обособленные группы в составе родов, имеющих разнообразные пищевые связи. Как пример можно привести роды *Megaselia* Rondani (Phoridae), *Drosophila* Fallén (Drosophilidae), *Pegomyia* Robineau-Desvoidy (Anthomyiidae), *Mydaea* Robineau-Desvoidy (Muscidae), *Cheilosia* Rondani (Syrphidae).

Среди мицетофагов могут быть выделены *мицелиофаги* (способные развиваться только за счет мицелия, но обычно заселяющие также и плодовые тела грибов) и *карпофаги*, обитающие только в плодовых телах. Мицелиофаги в основном известны среди мицетофилоидов (Mycetophilidae, Keroplatidae), Limoniidae, а из круглошовных – среди Platypezidae, Drosophilidae, Chloropidae. В целом двукрылые одного вида могут заселять плодовые тела разных видов грибов. Это легко объяснимо тем, что этот субстрат существует короткое время, и ежегодное появление плодовых тел в достаточном количестве может не наблюдаться.

Виды, связанные с грибами, имеют различные по широте экологические и трофические связи с ними. Прежде всего выделяется группа видов, облигатно связанных с грибами, и группа видов, которые могут заселять и другие субстраты, обычно гниющие растительные и животные остатки. Облигатно связаны с грибами все семейства Mycetophiloidea, за исключением Sciaridae. Это – семейства Mycetophilidae, Bolitophilidae, Keroplatidae, Dytomyiidae и Diadociidae, а из других длинноусых двукрылых – представители Cecidomyiidae и Limoniidae. Из высших двукрылых сюда относятся Platypezidae и отдельные виды семейств Phoridae, Syrphidae, Heleomyzidae, Sphaeroceridae, Drosophilidae, Anthomyiidae и Muscidae, в которых только группы видов связаны с грибами. Виды семейства Bolitophilidae живут почти исключительно в плодовых телах грибов и питаются тканью плодового тела. Круг их хозяев ограничен в основном грибами порядков агариковых (Agaricales) и болетовых (Boletales), в других грибах отмечены лишь немногие виды этого семейства. Их личинки – мицетофаги-карпофаги.

У представителей остальных семейств мицетофилоидей круг пищевых связей более разнообразен. Хотя большинство видов – мицетофаги, но личинки некоторых Keroplatidae (роды *Macrocera* Meigen, *Orfelia* Costa) и роды *Mycomyia* Rondani, *Neoempheria* Osten-Sacken и *Leia* Meigen – хищники или зоомицетофаги. Другие Keroplatidae (роды *Keroplatus* Bosc, *Cerotelion* Rondani и *Neoplatyura* Malloch) – *мицетофаги-спорофаги*. Их личинки живут на плодовых телах трутовиков и потребляют споры гриба.

Основная масса видов Mycetophiloidea развивается в плодовых телах наземных грибов из порядков Agaricales, Russulabes, Boletales, Pezizales (виды трибы Exechiini из Mycetophilidae) или в плодовых телах древообитающих грибов Aphillophorales и Polyporales (виды трибы Mycetophilini и подсемейства Sciophilinae). Ряд видов Mycetophiloidea может развиваться не только в плодовых телах, но на мицелии грибов в древесине, а некоторые виды (*Mycetophila* Meigen, *Platurocypta* Enderlein и единственный палеарктический вид Manotidae – *Manota unifurcata* Lundsroem) приурочены только к миксомицетам.

Из Trichoceridae в грибах отмечено нахождение 5 видов *Trichocera* Meigen, но эти же виды были найдены и в растительных и животных веществах в стадии разложения. Из Tipulidae в плодовых телах наземных грибов могут быть найдены виды рода *Tipula* Linnaeus, личинки которых – в основном обитатели гумифицированной почвы и гниющей древесины. Немногие виды Psychodidae и Chironomidae также были найдены в грибах, из последнего семейства – виды рода *Smittia* Holmgren. В семействе Ceratopogonidae виды *Forcipomyia* Meigen, развивающиеся под гниющей корой, вероятно, питаются микроскопическими грибами (сажистым налетом), но ряд видов этого и других родов найдены и в плодовых телах агариковых и пецициевых грибов. Возможно, что почвенные личинки Sciaridae могут питаться мицелием, но ряд видов живет в плодовых телах самых различных грибов: болетовых, агариковых, трутовиков. Ряд видов из родов *Bradysia* Winnertz, *Lycoriella* Frey и *Sciara* Meigen известен как вредители культивируемых шампиньонов: они повреждают как плодовые тела, так и мицелий. Личинки Lestremiidae и Cecidomyiidae (подсемейства Porricondylinae и Cecidomyiinae) могут питаться как плодовыми телами, так и мицелием, в частности плесенями, растущими в гниющей древесине. Среди Limoniidae в грибах живут представители рода *Ula* Haliday и ряд видов из подсемейства Limoniinae. В основном они – обитатели древообитающих грибов, но некоторые виды заселяют мягкие карпофоры самых разных грибов.

Следует отметить, что группе семейств, относимых к Brachycera – Orthorrhapha, в целом не свойственны связи с грибами, как и с растениями,

хотя отдельные исключения имеются. Обычно в грибах можно обнаружить единичные виды хищников Dolichopodidae, Empididae, Scenopinidae.

Представители Platypezidae живут в плодовых телах в основном древообитающих грибов и на мицелии под корой или на поверхности гниющей древесины. В основном они заселяют трутовики. В семействе Heleomyzidae мицетофаги известны в основном в роде *Suillia* Robineau-Desvoidy: они заселяют разнообразные грибы с мягкими карпофорами. Возможно, некоторые виды рода развиваются на мицелии грибов. В семействе Chloropidae отмечена связь с грибами представителей родов *Rhodesiella* Adams, *Tricimba* Lioy и *Gaurax* Loew. Виды последнего рода часто встречаются в гниющей древесине и трутовых грибах; возможно, они – хищники или зоонекрофаги. В пленках миксомицетов развивается *Gampsocera numerata* Heeger.

В семействе Anthomyiidae мицетофаги относятся к роду *Pegomyia* Robineau-Desvoidy, остальные виды которого – фитофаги. Виды *Pegomyia* живут только в плодовых телах агариковых, болетовых и шампиньонов. Другие мицетобионтные антомииды имеют хищных личинок. Muscidae, обитающие в грибах, принадлежащие в основном к роду *Mydaea* Robineau-Desvoidy, по-видимому, хищники или некрозоофаги.

Фитофаги

Питание высшими растениями свойственно многим группам двукрылых. Среди палеарктических двукрылых личинки фитофаги отмечены в 27 семействах, относящихся к разным филетическим линиям отряда, однако только в немногих из них все или преобладающее число видов питаются растительными тканями. Это – семейства Cylindrotomidae, Cecidomyiidae, Psilidae, Diopsidae, Opomyzidae, Agromyzidae, Chloropidae, Tephritidae и Anthomyiidae. В эволюции этих семейств связи с растениями сыграли наибольшую роль. В остальных семействах фитофагия свойственна либо отдельным родам, либо отдельным группам видов внутри обширных родов, характеризующихся иным типом питания. Среди Tipulidae ряд видов в родах *Tipula* Linnaeus и *Nephrotoma* Meigen питается корнями высших растений. Среди Limoniidae личинки обширного рода *Dicranota* Zetterstedt – минеры высших растений. Среди Chironomidae отдельные виды в родах *Glyptotendipes* Kieffer и *Eudochironomus* Kieffer переходят к минированию тканей живых водных растений. Отмечается, что личинки некоторых видов *Bibio* Geoffroy и *Dilophus* Meigen из Bibionidae и немногих видов Sciaridae повреждают корни или проростки и стебли живых растений, однако точно характер их питания не установлен, и не исключено, что эти виды – сапрофаги и питаются на отмирающих частях растений. Среди длинноусых двукрылых только одно семейство Cecidomyiidae представлено преимущественно фитофагами; по край-

ней мере, такой тип питания свойствен наиболее продвинутым группам в семействе.

Среди прямошовных короткоусых двукрылых фитофагия личинок встречается как редкое исключение. Личинки некоторых Rhagionidae из родов *Ptiolina* Zetterstedt и *Spania* Meigen, как выясняется, являются фитофагами печеночников и других мхов. Известно, что личинки некоторых тропических Stratiomyiidae питаются за счет пальм, сахарного тростника и других однодольных, а также опунций, а в Новой Зеландии личинки завезенной из Австралии львинки *Inopus rubriceps* Macquart стали вредителями пастбищ, повреждая корни луговых трав, и представляют серьезную угрозу луговодству. Другой случай относится к семейству Dolichopodidae. Фитофаги в нем обособлены в отдельный род *Thrypticus* Gerstaecker, личинки которого – минеры стеблей околоводных однодольных (злаков, осок, рогоза).

Круглошовные двукрылые – наиболее продвинутая группа в отряде, достигшая наибольшего расцвета. Этому во многом способствовало изменение типа питания – переход к внекишечному пищеварению. Среди этой группы семейств фитофагов – наибольшее число, однако во многих семействах только отдельные роды или даже виды имеют личинок-фитофагов. Среди Syrphidae фитофагия свойственна немногим родам. Личинки *Eumerus* Meigen живут в луковицах лилейных, виды одного из наиболее крупных родов *Cheilosia* Meigen развиваются в стеблях многих растений. Среди Lonchaeidae фитофаги известны в роде *Dasyops* Rondani, личинки которых вызывают образование галлов на злаках; личинки *Silba virescens* Macquart повреждают плоды инжира. Личинки Lauxaniidae связаны в основном с разлагающейся растительной органикой, но некоторые вызывают деформацию цветков и плодов фиалок. Среди палеарктических Drosophilidae только виды рода *Scaptomyza* Hardy – фитофаги (личинки минируют листья растений), но среди тропических представителей этого семейства известны и другие фитофаги. Из Ephydridae фитофагами являются личинки рода *Hydrellia* Robineau-Desvoidy; большинство из них минирует листья водных и околоводных растений, но наиболее известен ячменный минер *H. griseola* Fallén (заселяет многие виды растений, в основном злаков). Единичные виды фитофагов известны в родах *Psilopa* Fallén и *Clanoneurum* Becker.

Личинки Psilidae, по-видимому, все – фитофаги, развивающиеся в основном в стеблях однодольных (осок и других), но у наиболее известного вида (*Psila rosae* Fabricius) личинки питаются на корнеплодах моркови. Установлено, что у тропических видов Diopsidae личинки – фитофаги, развивающиеся в побегах злаков. В Палеарктике в Закавказье и на юге Дальнего Востока обитают только немногие виды рода *Sphyracephala* Say из этого семейства,

но характер питания их личинок неизвестен; наиболее вероятно, что они – фитосапрофаги.

Личинки Heleomyzidae в основном – сапрофаги и мицетофаги, но отдельные виды рода *Suillia* Ribineau-Desvoidy известны как фитофаги. Личинки *S. lurida* Meigen развиваются в луковицах чеснока (возможно, других лилейных) и корнях астр.

Личинки Anthomyzidae развиваются в стеблях однодольных, в основном злаков, но характер их питания требует дальнейшего уточнения, а личинки близкого семейства Opomyzidae – фитофаги и также приурочены к побегам злаков, а, возможно, и других однодольных. Также в основном с однодольными, злаками, осоковыми (реже лилейными, ирисовыми, ситниковыми) связаны личинки Chloropidae. Они развиваются в вегетативных и генеративных органах однодольных, и только единичные виды отмечены на двудольных растениях. В этом семействе к фитофагам можно отнести большинство представителей подсемейства Oscinellinae (*Oscinella* Becker, *Dicraeus* Loew, *Conioscinella* Becker, *Incertella* Sabrosky, *Calamoncosis* Enderlein, *Lipara* Meigen и др.), многие виды подсемейства Chloropinae (*Platycephala* Fallén, *Meromyza* Meigen, *Chlorops* Meigen, *Cetema* Hendel, *Centorisoma* Becker и др.).

Два следующих семейства представлены исключительно (или почти исключительно) фитофагами. Это – семейство Agromyzidae, личинки которых – минеры стеблей и главным образом листьев (75% видов – минеры листьев) самых разных растений, как однодольных, так и двудольных. Личинки Tephritidae известны как обитатели сочных плодов, стеблей и генеративных органов сложноцветных.

Среди серии семейств, относимых к Calyptrata, Anthomyiidae представлены, по-видимому, преимущественно фитофагами, хотя другие типы питания (мицетофагия, некрофагия и хищничество) тоже известны. Они связаны с папоротниками, хвойными (потребители семян в шишках), с однодольными (в основном злаками) и двудольными. Большинство Scathophagidae, вероятно, также – фитофаги и используют в основном злаки и осоки, хотя среди них есть и сапрофаги, и некрозоофаги. Среди Muscidae только немногие представители имеют растительную диету. В палеарктической фауне это – немногие виды *Atherigona* Rondani, но в тропиках виды этого рода более многочисленны.

По характеру связей с кормовыми растениями личинки-фитофаги могут быть разделены на 3 группы. Часть из них живет в почве или подстилке и питается корнями, луковицами, проростками и т.п. Это – в основном представители низших Nematocera, но и некоторых Cyclorrhapha (например, Anthomyiidae). К второй группе с личинками, питающимися открыто на лис-

тьях, можно отнести только Cylindrotomidae. Их личинки устраивают себе защиту из экскрементов и кусочков листьев. Третья группа включает основную массу фитофагов: это – эндобионты, живущие внутри растительных тканей, выгрызающие в них полости, мины, ходы и т.п. Эндобиоз – основной способ обитания личинок двукрылых на растениях. Попадание личинок на растение и даже внутрь тканей обеспечивается самками, у многих из которых развит прокалывающий яйцеклад (Cecidomyiidae, Agromyzidae, Tephritidae, некоторые Chloropidae, Dolichopodidae). Широко представлено среди двукрылых галлообразование. При таком способе обитания личинки защищены от многих внешних неблагоприятных воздействий (прежде всего высыхания) и постоянно обеспечены пищей.

Среди кормовых растений двукрылых известны представители различных таксономических подразделений высших растений. Для некоторых Limoniidae, Tipulidae, Cylindrotomidae и Rhagionidae известно питание на мхах. Не исключено, что эти связи – первичные, так как эти семейства относятся к тем филогенетически генерализованным группам, появление которых в палеонтологической летописи отмечено намного раньше периода расцвета покрытосеменных. Однако среди Cylindrotomidae одни и те же виды живут на мхах и разнообразных покрытосемянных из Ranunculaceae, Violaceae и Caryophyllaceae. Что касается папоротников, то с ними связаны представители наиболее продвинутых групп (семейство Anthomyiidae). То же можно сказать и о голосемянных (хвойных и эфедровых). С ними связаны виды продвинутых родов из Cecidomyiidae, некоторые Cyclorrhapha из Anthomyiidae, Lonchaeidae и Tephritidae. На папоротниках и голосемянных не обнаружены более примитивные представители соответствующих групп двукрылых, что свидетельствует о том, что эти связи относительно недавние.

Среди покрытосемянных, к которым относится преобладающее большинство кормовых растений двукрылых, ими освоены как двудольные (Magnoliophyta), так и однодольные (Liliopsyda). Однако следует отметить, что только в тех семействах (Cecidomyiidae, Agromyzidae, Tephritidae, Anthomyiidae) или отдельных крупных родах (*Cheilosia* Meigen среди Syrphidae), в которых фитофагия – основной тип питания, освоены как двудольные, так и однодольные, или только первые. Часть видов в этих семействах отмечена на папоротниках и голосемянных. Во многих семействах и, в частности, в тех, где фитофаги не составляют основное ядро видов, преимущественно освоенными оказываются однодольные. В основном с однодольными связаны Opomyzidae, Diopsidae, Anthomyzidae, Chloropidae, Psylidae, Scathophagidae, фитофаги из Stratiomyiidae, Dolichopodidae и Heleomyzidae. Можно отметить следующую закономерность: если фитофа-

гия в каком-либо семействе известна как исключение только в отдельных родах, то кормовые растения принадлежат обычно к однодольным или околоводным растениям. Можно предположить, что это в какой-то мере связано с неотеническим происхождением однодольных, своеобразием их вегетативной сферы, отсутствием у большинства из них вторичных, ядовитых веществ метаболизма, а у водных и околоводных растений – и отсутствием защитных кутикулярных образований типа волосков, восковых отложений и т.п.

Личинки двукрылых-фитофагов питаются различными органами растений и на разных частях растений способны образовывать галлы. Для части групп более примитивным можно считать питание за счет стеблей и корней. Питание хлорофиллосодержащими тканями листьев наблюдается лишь при далеко зашедшей специализации к фитофагии. Например, в обоих подсемействах Agromyzidae у более генерализованных таксонов преобладает питание личинок на осевых частях растений (стволы, стебли, корни). Листовые минеры среди Agromyzidae, преобладающие в целом (75% от всех видов), доминируют в умеренной зоне. Они более молодые и эволюционировали в период главного третичного „взрыва" травянистых растений.

Связи с растениями для многих групп двукрылых оказались эволюционно перспективными и способствовали ускорению темпов эволюции в этих группах. Видообразование у фитофагов наиболее часто связано с развитием новых трофических адаптаций, т.е. освоением новых трофических ниш. Разнообразие видов растений, их жизненных форм и органов способствует этому процессу.

Хищничество

Личинки, питающиеся как хищники различными группами беспозвоночных, имеются в различных подразделениях отряда. Среди длинноусых двукрылых группы хищников немногочисленны и в основном это – водные формы. Все палеарктические представители семейства Chaoboridae имеют хищных личинок, обитающих в толще воды и охотящихся на различных ракообразных. У части Chironomidae личинки – хищники, в подсемействе Tanipodinae все личинки – свободноживущие хищники, но хищные личинки известны и среди других подсемейств хирономид, например Orthocladiinae и Tendipedinae. Хищничество известно у личинок мокрецов из подсемейства Palpomyiinae, некоторых *Culicoides* Latreille, а также у водных личинок Pediciidae. Среди мицетофилоидной группы семейств хищные личинки – у представителей подсемейства Sciophilinae (Mycetophilidae) и в семействе Keroplatidae. Последние строят паутиновидные сети для улавливания мелких членистоногих.

Довольно много хищных форм среди Cecidomyiidae: их личинки хищничают в галлах, внутри стеблей растений, реже на их поверхности. К хищничеству

переходят представители отдельных родов из подсемейства Cecidomyiinae. Их жертвы – разные группы сосущих насекомых (тли, червецы) и растительноядные клещи. Среди низших короткоусых двукрылых личинки с плотоядным типом питания преобладают. Хищничество свойственно личинкам многих семейств: Xylophagidae, Coenomyiidae, Tabanidae, Athericidae, Therevidae, Scenopinidae, Asilidae, Vermileonidae, Mydidae, Dolichopodidae и Empididae. И среди Rhagionidae известны хищные виды, нападающие в почве на дождевых червей. Хищные личинки короткоусых двукрылых живут в воде (Athericidae, часть Empididae), влажной почве (Tabanidae, многие Empididae, Dolichopodidae), в гниющей древесине и под корой (*Medetera* Fischer из Dolichopodidae, ряд Scenopinidae, Laphriiae из Asilidae), в ходах растений. Однако большая часть хищных личинок в этих семействах – почвенные формы; некоторые Asilidae, Vermileonidae, Mydidae и Therevidae обитают в сухой почве и даже в песках. В этих условиях хищные личинки обычно ассоциированы с ризомами растений, где живут их жертвы.

Среди высших циклорафных двукрылых хищничество личинок широко распространено, но можно назвать лишь одно семейство (Chamaemyiidae), где хищничество является основным типом питания. Обычно группы с хищными личинками представлены либо родами и их группами (редко подсемействами), либо не обособлены таксономически. В семействе Chamaemyiidae личинки – специализированные хищники на тлях и червецах: они развиваются либо в галлах тлей, либо живут открыто. Открыто живут личинки – хищники тлей – во многих родах сирфид из подсемейства Syrphinae, а личинки в подсемействе Pipizinae связаны с тлями, обитающими в земле или в галлах. Личинки многих Phoridae – также хищники: они могут питаться тлями в почве, яйцами червецов, пауков и моллюсков, других беспозвоночных. Своеобразными хищниками, нападающими на пресноводных моллюсков, являются личинки Sciomyzidae, в основном водные формы из подсемейства Tetanocerinae. Отдельные хищные формы известны среди Odiniidae, Dryomyzidae, Drosophilidae, Empididae и Chloropidae. Среди последних известны хищники тлей и яиц пауков. Хищничают на алейродидах личинки некоторых Drosophilidae (*Acletoxenus formosus* Loew).

Среди калиптратных двукрылых во всех семействах (кроме чисто паразитических, о которых речь пойдет ниже) форм с хищными личинками немного. Среди Muscidae представители подсемейства Coenosiinae – почти все хищники, обитают в почве или воде, а хищные личинки из подсемейства Phaoninae живут в почве и гниющей древесине. Большая группа хищных личинок Muscidae и некоторых Scathophagidae обитают в скоплениях навоза и экскрементах на пастбищах. Личинки некоторых Sarcophagidae хищничают на гусе-

ницах и куколках бабочек, особенно в местах их скопления. Известны также Sarcophagidae, личинки которых потребляют яйца пауков.

Многие хищные личинки двукрылых в ранних возрастах, а также в период отсутствия жертв потребляют и другую пищу, например детрит, другие растительные или животные остатки, микроорганизмы. В ряде случаев используются в пищу мертвые или ослабленные организмы. Некрофагия, хищничество и паразитизм часто бывают связаны многочисленными переходными формами.

Паразитизм

Паразитизм рассматривается как высокоспециализированный тип питания и развивается у форм, прошедших длительный период эволюции. Паразитизм двукрылых на беспозвоночных и позвоночных животных характеризуется только им присущим особенностями, поэтому эти группы будут рассмотрены отдельно. Часто насекомых, паразитирующих на беспозвоночных (чаще всего на других насекомых), называют не *паразитами*, а *паразитоидами*. Этот термин предложен потому, что паразитирование насекомых на беспозвоночных всегда и относительно быстро заканчивается смертью хозяина. При паразитировании на позвоночных животных паразит и хозяин долго существуют совместно, и смерть хозяина может наступить только в случае перезаражения, и обычно наблюдается только у молодняка.

Среди низших длинноусых двукрылых паразитизм как способ питания практически неизвестен, хотя хищные личинки есть в целом ряде семейств. Среди низших короткоусых, которым в целом свойствен плотоядный тип питания, личинки – паразиты беспозвоночных в трех семействах: Acroceridae, Nemestrinidae и Bombyliidae. Развитие во всех трех семействах – с гиперметаморфозом. Самки откладывают многочисленные яйца, обычно несколько тысяч. Личинки 1-го возраста (типа планидия) легко передвигаются и самостоятельно отыскивают хозяина. Проникнув в тело жертвы, они резко изменяют свою форму и начинают поедать тело хозяина. Acroceridae паразитируют исключительно на пауках, Bombyliidae имеют широкий круг хозяев: личинки и куколки чешуекрылых, перепончатокрылых и двукрылых. Nemestrinidae паразитируют в нимфах и взрослых прямокрылых и в личинках пластинчатоусых жуков Scarabaeidae (*Hirmoneura* Meigen)

Из круглошовных двукрылых исключительно паразитический образ жизни личинок известен в ряде семейств. Круглошовные паразитические двукрылые в отличие от прямошовных откладывают яйца на тело (или в тело) будущего хозяина, и личинка сразу же приступает к питанию. Реже (некоторые Tachinidae) яйца откладываются в местах питания будущего хозяина и

заглатываются им с пищей. Личинки Pipunculidae паразитируют в теле цикадок (Homoptera), личинки Cryptochetidae в червецах семейства Margarodidae (подсемейство Monophlebinae), личинки Conopidae – в основном в теле перепончатокрылых (ос и пчел), а также некоторых саранчевых; личинки Pyrgotidae – в жесткокрылых Scarabeidae, как в жуках, так и в личинках. В наземных мокрицах (Isopoda, Crustacea) паразитируют личинки Rhinophoridae, в гусеницах сатурний (Lepidoptera) – личинки небольшого семейства Tachyniscidae. Особо следует остановиться на огромном семействе Tachinidae: их личинки паразитируют на представителях многих отрядов насекомых. Наибольшее число хозяев относится к чешуекрылым, но имеются паразиты клопов, жуков, прямокрылых, перепончатокрылых и двукрылых (Tipulidae), причем в разных таксонах тахин отмечается специализация к определенному кругу хозяев: например, Phasiinae паразитируют на клопах, Dixiinae – на личинках жуков.

В других семействах круглошовных представлены отдельные паразитические формы. Многие Phoridae ведут паразитический образ жизни; их личинки развиваются в личинках и куколках жуков, бабочек и двукрылых; Aenigmatiidae паразитируют в муравьях. Личинки многих Sarcophagidae и Calliphoridae паразитируют в дождевых червях, моллюсках, саранчевых, перепончатокрылых.

Паразитизм личинок двукрылых на позвоночных животных свойствен в основном высшим калиптратным двукрылым. Личинки некоторых представителей семейства Calliphoridae (*Protocalliphora* Hough, *Trypocalliphora* Peus) обитают в гнездах птиц, проникают под кожу птенцов и питаются их кровью. Основное большинство других паразитов позвоночных связано с млекопитающими. Это – три семейства оводов, личинки которых специфические паразиты: Hypodermatidae – подкожных тканей грызунов, зайцеобразных и парнокопытных; Gasterophilidae – пищеварительного тракта лошадиных и носорогов; Oestridae – верхних дыхательных путей и лобных пазух парнокопытных и непарнокопытных. Может наблюдаться случайный паразитизм оводов на людях, близко соприкасающихся по роду деятельности с домашними животными. В Новом свете обитает небольшое семейство Cuterebridae, личинки которых – кожные паразиты зайцеобразных и грызунов. Личинки некоторых Sarcophagidae (*Wohlfartia* Braeur et Bergenstam) и Calliphoridae вызывают мийазы у млекопитающих, включая человека. Таким мийазам обычно предшествуют повреждения кожи. Факультативные, случайные мийазы у человека (в том числе урогенальные и легочные) могут вызывать личинки других двукрылых из семейств Phoridae и Anisopodidae.

БИОЦЕНОТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ДВУКРЫЛЫХ

В большинстве современных экосистем двукрылые имеют высокую численность. По-видимому, они постепенно, начиная с юры, заняли такое положение. В современных экосистемах суши, пресных и солоноватых вод личинки двукрылых выступают в различных ролях, но в основном как деструкторы, т.е. потребители отмершего органического вещества грибного, растительного и животного происхождения, а также как консументы 1-го и 2-го порядков. Основная масса двукрылых (не менее 3/4) в личиночном состоянии получает энергию и вещество из цепей разложения. Жизненный успех в этой адаптивной зоне (разлагающаяся органика), видимо, определился тем, что они употребляют в пищу и своих конкурентов в использовании этого вещества: бактерии, дрожжи и другие низшие грибы. Трофическая обработка отмершей органики в различных экосистемах – наиболее важная биоценотическая функция двукрылых. Она остается незаменимой и в будущем. В настоящее время начинают осознавать, что в некоторых антропогенных системах, где накапливаются многочисленные органические отходы, необходимо прибегать к использованию личинок двукрылых для ускорения переработки навоза и помета домашних животных и ряда других отходов на свалках.

Вторичная продукция двукрылых не столь велика, так как фитофагов среди Diptera относительно немного, однако их значение для растений весьма велико. Роль имаго как опылителей, особенно в микротермных условиях, уже упоминалась. Личинки употребляют различные ткани растений и уничтожают обычно точки роста или плоды и семена, т. е. наиболее важные органы растений, что отрицательно влияет на их репродукцию. Основные связи отмечены у двукрылых с покрытосемянными растениями, но они используют также голосемянные, папоротники и даже таломные мхи. В производстве третичной продукции роль двукрылых снова возрастает. Среди них многочисленны хищники и паразиты беспозвоночных, кровососы и паразиты позвоночных животных. Среди хозяев паразитических двукрылых зарегистрированы разные группы насекомых, пауки, многоножки, наземные ракообразные (Isopoda). Кровососы нападают в основном на птиц и млекопитающих, но некоторые мокрецы могут питаться на пресмыкающихся и даже амфибиях. Мокрецы могут высасывать также гемолимфу некоторых крупных насекомых (например, стрекоз).

Многие группы двукрылых в личиночном состоянии – обитатели пресных и солоноватых, текучих и стоячих вод, и даже прибрежные обитатели морей и океанов. Велико значение этих групп в водных экосистемах, так как многие двукрылые служат пищей для рыб и участвуют в процессах самоочищения водоемов. Еще более важна их роль в поддержании связей меж-

ду экосистемами суши и водоемов. После вылета имаго из личинок, развивающихся в воде, они могут далеко разлетаться от водоемов и осуществлять перенос органического вещества из понижений рельефа на плакор, т.е. против направления стока.

Следует отметить, что некоторые двукрылые в личиночном состоянии способны обитать у пределов возможных границ жизни, в том числе в техногенных средах. Личинки *Psilopa* Fallén из Ephydridae – обитатели нефтяных луж; пищу для себя они находят на поверхности, куда попадают другие насекомые. У ряда видов Ephydridae личинки живут в горячих и серных источниках; личинки Stratiomyidae, Chironomidae, Psychodidae и др. живут при высоком содержании солей в воде. Личинки некоторых видов *Stratiomys* Geoffroy и *Nemotelus* Geoffroy (Stratiomyidae) могут жить при содержании солей до 104 г/л$^{-1}$. Личинки мух-львинок были найдены и в горячих источниках с температурой до 40-54 °С. Личинки некоторых *Scatella* Robineau-Desvoidy и *Ephydra* Fallén (Ephydridae) развиваются в водах с температурой 55-65 °С, а некоторые виды этого семейства живут в водоемах с содержанием солей до 48 %. Личинки сырной мухи *Piophila casei* Linnaeus (Piophilidae) выживают даже в тузлуке от засолки рыбы, загрязненном жиром и другими остатками. Личинки некоторых Phoridae были обнаружены в обувном гуталине и эмульсионной краске. Некоторые виды (личинки желудочных оводов, обитатели кувшинов плотоядных растений) прекрасно переносят высокую кислотность и содержание ферментов желудка млекопитающих. Многие Drosophilidae способны развиваться при высоком содержании алкоголя в среде. Другие представители этого семейства, а также некоторые Scatopsidae, Phoridae, Sphaeroceridae и Anisopodidae, могут заселять среды, содержащие формальдегид. В техногенно загрязненных условиях отмечается увеличение численности галофильных Tethinidae и Ephydridae.

ДВУКРЫЛЫЕ И ЧЕЛОВЕК

Двукрылые насекомые имеют наиболее разнообразные связи с человеком и его хозяйственной деятельностью, чем любой другой отряд насекомых. Разносторонность этих связей обусловлена разнообразием биологии двукрылых.

1. *Двукрылые кровососы* – это комплекс, называемый *гнус*, куда входят Tabanidae, Culicidae, Simuliidae и Ceratopogonidae. В него обычно не включают кровососущих Muscidae (триба Stomoxidini). В Афротропической области существенную роль играют также кровососущие мухи це-це (Glossinidae). В тундровой и лесной зоне Палеарктике гнус заметно снижает производительность труда человека на открытом воздухе, иногда делая

его практически невозможным. В пик активности гнуса сильно падает также производительность домашнего скота (удои и прирост массы тела). Кровососущий, так называемый *домовой комар* (*Culex pipiens pipiens* форма *molestus*), заселивший практически все города, донимает человека и в помещениях и даже в зимнее время.

2. *Двукрылые синантропы* – это виды, которые живут в жилищах человека, в постройках для скота, на помойках. Основу этого комплекса составляют многие виды из семейств Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae. Их личинки развиваются в отходах человеческой деятельности: уборных, мусоре, помойках, навозе домашних животных. Залетая в дома, эти мухи могут откладывать яйца на открыто хранящиеся мясо, рыбу и другие продукты. В домах человека могут встречаться также отдельные виды Sciaridae, Psychodidae, Culicidae, Scenopinidae, Drosophilidae. Из них первые развиваются в земле, в горшках комнатных растений; Culicidae – в затопленных подвалах; Drosophilidae – в забродивших пищевых продуктах; Scenopinidae – в скоплениях пыли с личинками молей, а Psychodidae – в уборных, скоплениях грязи в душевых и ванных комнатах.

3. Отдельно выделяется *синбовинный комплекс двукрылых*, который объединяет виды, связанные с домашним скотом: их паразиты и виды, живущие на пастбищах, но обычно не попадающие в помещения для скота и жилища человека. В него включают внутренних паразитов домашних животных (в стадии личинки), кровососов и мух, питающихся выделениями слизистых оболочек и ран на теле животных. Этот комплекс объединяет все группы оводов (Oestridae, Gasterophilidae, Hypodermatidae), других паразитов домашнего скота, таких как овечий рунец (*Melophagus ovinus* Linnaeus) из семейства Hippoboscidae и вызывающих мийазы виды рода *Wohlfartia* Brauer et Bergenstam (Sarcophagidae). В него входят многочисленные Muscidae, включая кровососущих зубоножек (род *Hydrotaea* Robineau-Desvoidy) и жигалок (триба Stomoxidini), Calliphoridae, Sarcophagidae. В стадии личинки многие из них развиваются в экскрементах или трупах животных.

4. Все группы кровососов и многие виды из синантропного и синбовинного комплексов участвуют *в переносе различных агентов, вызывающих серьезные заболевания человека и домашнего скота* (вирусов, бактерий, простейших и нематод). Вредное воздействие кровососущих и синантропных двукрылых в связи с этим возрастает многократно. Перенос заболеваний человека и животных – наиболее значительная вредная для человека деятельность двукрылых.

5. *Вредители культивируемых растений*: в эту группу входят виды из семейств Tipulidae, Cecidomyiidae, Sciaridae, Bibibionidae, Agromyzidae,

Chloropidae, Opomyzidae, Tephritidae, Psilidae, Anthomyiidae, некоторые Scathophagidae и Muscidae. Многие виды весьма серьезно вредят, в основном полевым культурам, но также овощным и плодовым, а некоторые виды Tephritidae являются объектами внешнего карантина.

6. *Вредители лесных культур* среди двукрылых немногочисленны. Это минирующие листья Agromyzidae, а также Cecidomyiidae, Anthomyiidae, Tephritidae, в основном вредящие семенам; Cecidomyiidae также вызывают галлы на листьях, почках и побегах .

7. Немногочисленны двукрылые – *вредители запасов или пищевых производств*, однако убытки приносят не столько уничтожение части продукта, сколько загрязнение его их экскрементами, телами и перенос микроорганизмов, ведущих к дальнейшей порче. Drosophilidae иногда в массе появляются в производственных помещениях винодельческой и кондитерской промышленности, где могут развиваться в бродящих, содержащих алкоголь продуктах. Ряд видов Calliphoridae, Sarcophagidae и Sphaeroceridae, а также сырная муха *Piophila casei* Linnaeus (Piophilidae) могут заселять плохо хранящиеся свежие мясо и рыбу, а последний вид может поселяться также в засоленной рыбе, сырах, необработанных кожах.

8. Значительно больше среди двукрылых видов, *которые человек использует в биологической борьбе с вредителями лесов и сельскохозяйственных культур*. Это – паразиты насекомых из семейств Tachinidae, Pipunculidae, Cryptochetidae, некоторые Sarcophagidae и хищники Syrphidae, Cecidomyiidae, Chamaemyiidae. Известен успешный завоз из Австралии в разные страны *Cryptochetum iceryae* Williston для снижения численности австралийского желобчатого червеца – вредителя цитрусовых, но удачно акклиматизировался этот вид только в Чили. Для борьбы с сорными растениями в настоящее время проводят производственные эксперименты по завозу фитофагов Tephritidae и Agromyzidae.

9. Другой путь хозяйственного использования двукрылых – *привлечение их для переработки отходов*, прежде всего навоза, скапливающегося на фермах. Удачные результаты были получены при использовании комнатной мухи *Musca domestica* Linnaeus для переработки свиного и куриного помета в хорошее удобрение для растений. Полученная биомасса личинок также используется в хозяйствах как источник протеина для животных.

10. Некоторые виды двукрылых *человек использует как лабораторных животных для научных экспериментов*. Из них наиболее известны мухи рода *Drosophila* Fallén (Drosophilidae). Легкость разведения, короткий жизненный цикл и небольшое число хромосом сделали этих двукрылых незаменимыми в генетических экспериментах. В экспериментах с дрозофилами были

раскрыты многие законы генетики. Как лабораторные животные используются также *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy (Calliphoridae), прозрачные личинки *Chaoborus* Lichtenstein, *Coelope frigida* Fabricius, *C. pallida* Haliday (Coelopidae) и некоторые виды Chironomidae.

11. Многие виды двукрылых *перспективны для использования в качестве биотестов при мониторинге водных и наземных сред*. Известно, что при нарушении экологической среды в первую очередь сокращается число хищников, в том числе хищных двукрылых. При промышленных загрязнениях получают преимущество некоторые галофильные формы (например, мухи семейств Tethinidae и Ephydridae). Судить о состоянии среды можно как по изменению фаунистического состава двукрылых, так и по изменению некоторых анатомических или физиологических параметров широко распространенных видов (например, комнатной мухи *Musca domestica* Linnaeus). Работы в этом направлении только начинаются и могут принести много интересного.

12. Ряд видов двукрылых, развивающихся в трупах (в основном из семейств Sarcophagidae и Calliphoridae) *используется в криминалистике для определения сроков преступлений*.

13. Поскольку некоторые двукрылые могут развиваться в весьма своеобразных средах, отдельные виды (особенно из семейств Anisopodidae, Phoridae и Sphaeroceridae), могут выступать *как повреждающий фактор в неожиданных ситуациях*. Известны случаи повреждения видами этих семейств анатомических и биологических коллекций, хранящихся в формалине, и лабораторных культур насекомых.

МЕТОДЫ СБОРА, МОНТИРОВКИ И ХРАНЕНИЯ ДВУКРЫЛЫХ

Двукрылых насекомых в России можно собирать всюду. Они – доминирующая группа в Арктике, а к югу их таксономическое разнообразие значительно возрастает, хотя общая доля среди остальных насекомых уменьшается. Собирать двукрылых можно с середины апреля (на юге) до конца сентября – начала октября. Некоторых двукрылых, например бескрылых комаров рода *Chionea* Dalman (Limoniidae), а также формы, зимующие в стадии имаго в пещерах, можно собирать и зимой. Обитают двукрылые в самых различных стациях, в зависимости от группы.

Для сбора двукрылых применяются различные методы. Классический метод – сбор энтомологическим сачком. Используется обычный сачок для летающих насекомых. Диаметр его обруча не должен быть меньше 38-40 см. Необходимо учитывать, что двукрылые в основном очень подвижные жи-

вотные, поэтому мешок сачка должен быть достаточно глубоким, чтобы насекомые не вылетали. Двукрылые стремятся лететь вверх, поэтому, если открыть сачок отверстием кверху, то часть насекомых улетит. Поймав двукрылое насекомое с цветков или листьев, необходимо завернуть мешок сачка. К сидящим на земле двукрылым сачок подносят медленно и опускают сверху. Сачок при сборе двукрылых должен быть обязательно сухим, иначе насекомые прилипают к ткани и травмируют крылья. Сачок используется для сбора тремя основными способами:

1. Кошение по траве, цветкам растений, кустарникам или ветвям деревьев. Используется в основном для сбора мелких двукрылых. Для кошения часто используют более плотный сачок из бязи. При кошении стоит просматривать сачок и выбирать насекомых после 5-10 взмахов. Не стоит делать сразу 100 взмахов: в сачок набирается много растительных остатков, частиц почвы, и насекомые травмируются.

2. Индивидуальный сбор с цветов, листьев, земли или других поверхностей, когда сборщик видит и ловит определенное насекомое. Для этой цели лучше использовать сачок из мельничного газа.

3. Поимка отдельного насекомого в полете или роящихся в воздухе двукрылых. Для этого также лучше подходит сачок из мельничного газа.

Выбор двукрылых из сачка, особенно мелких, производят с помощью эксгаустера. Эксгаустер можно употреблять также самостоятельно для сбора двукрылых, обычно для мало подвижных насекомых (например, с грибов) и в других случаях. Пойманных двукрылых замаривают в специальных банках-морилках, используя как отравляющее вещество цианистый калий, уксусный эфир, хлороформ или медицинский серный эфир. (Вещества перечислены по мере убывания их пригодности для двукрылых насекомых.) Цианистый калий должен быть помещен на дно банки и залит сверху гипсом, чтобы исключить контакт сборщика с отравляющим веществом. Жидкие вещества вносятся в банки в небольшом количестве, чтобы двукрылые не намокали, и затем добавляются по мере необходимости. Не следует держать двукрылых в морилках долгое время живыми. В банки обычно помещают узко нарезанные полоски фильтровальной бумаги для впитывания излишней влаги, в том числе выделяемой насекомыми. Двукрылые имеют относительно тонкие покровы, многочисленные щетинки, поэтому при сборе требуют осторожного обращения, чтобы их не сломать и не повредить крылья, не дать им намокнуть и слипнуться. Иначе материал мало пригоден для определения.

На искусственный свет летят немногие двукрылые: обычно на свет в сумерках и начале ночи летят Chironomidae, Tipulidae, Limoniidae, Pyrgotidae и некоторые другие мелкие Acalyptrata; последние – особенно в дождливую

погоду. В целом сбор на свет для сбора двукрылых практически не применяется.

Для сбора двукрылых широко используются различного типа ловушки. Их можно разделить на два принципиально различных типа. В первые насекомые попадают случайно, при полете или ползании; иногда (как ловушки при норах) их ставят специально на пути движения двукрылых. Вторые используют привлекающие насекомых вещества или цвет. Из первых это – прежде всего ловушка Малезе для сбора разнообразных летающих насекомых. Она представляет собой определенного типа палатку, куда насекомые залетают и, стремясь наверх, попадают в емкость с отравляющим веществом или фиксирующим раствором. Оконные ловушки представляют собой большой кусок стекла, укрепленный на грунте вертикально. Внизу на всю ширину стекла прикрепляется кювета с фиксирующей жидкостью. Перед стеклом по трем сторонам может быть натянута ткань, образуя некоторое подобие галереи, ведущей к стеклу. Используя особенность насекомых лететь к свету, их можно собирать на окнах домов, в оранжереях, закрытых стеклянных остановках транспорта и т. п. Со стекла насекомых собирают обычно эксгаустером. Специальные ловушки используются для сбора двукрылых из нор мелких млекопитающих. Они представляют собой конус, закрывающий вход в нору.

Другого типа ловушки основаны на попадании двукрылых в фиксирующие жидкости: обычно используют воду с добавлением этиленгликоля, реже формалина. Это – ловушки Барбера, чашки, помещаемые в кронах деревьев и т. п. В них попадают чаще всего двукрылые не в полете, а при ползании, также в основном случайно, при передвижении. Эти ловушки удобны для сбора двукрылых в трудно доступных местах, таких как толща травяного покрова или крона дерева. Для сбора бескрылых или бегающих по поверхности почвы двукрылых используют почвенные ловушки – банки с фиксирующей жидкостью, закапываемые так, чтобы их отверстие находилось на уровне почвы. В них используют такой же раствор с этиленгликолем. Необходимо только устанавливать над ними навес, чтобы сосуды не переполнялись водой при дожде.

Цветные чашки Мерике как приманку используют цвет. Разные двукрылые отдают предпочтение различным частям спектра. Для многих групп двукрылых используют ловушки с запаховыми приманками, помещая в них бродящие вещества, грибы, навоз, мясо, трупы мелких животных и другие вещества в зависимости от задач исследования. Конструкции таких ловушек различны и определяются изобретательностью исследователя, но их основа – конус над приманкой и в конце – сосуд с отравляющим или фиксирующим веществом. Во всех ловушках такого типа используется отрицатель-

ный геотаксис и положительный фототаксис большинства двукрылых: они стремятся взлететь или ползти наверх и к свету. Жидкости с привлекающими двукрылых запахами можно использовать и без ловушек, при ручном сборе. Например, листья кустарников опрыскивают раствором солода или разбавленным пивом, а затем отлавливают прилетевших двукрылых сачком.

Для кровососущих двукрылых используют сбор с животных, служащих приманкой, сачком, или колокол Мончадского, где приманкой обычно служит человек, сидящий под палаткой из марли. Для сбора слепней ставят ловушку Скуфьина, представляющую собой макет лошади. Удобно собирать слепней, используя как приманку машину: слепни летят на крупные темные предметы. Мелких млекопитающих и птиц помещают в клетку и после определенной экспозиции накрывают матерчатым садком с отводным рукавом для выборки мелких кровососов, таких как комары, мокрецы или мошки.

Ловушки любого типа удобны тем, что они пригодны для сравнительной количественной оценки двукрылых, собранных в разных условиях и в разное время. Изобретательность исследователя в конструировании и применении ловушек и использовании привлекающих веществ способствует получению интересного материала.

Собранных и умерщвленных двукрылых, если их не собираются хранить в спирте, желательно сразу же накалывать на энтомологические булавки, а мелкие формы – на минуции. Накалывают двукрылых в грудной отдел: булавку вводят в среднюю часть среднеспинки, обычно правее центральной линии, чтобы можно было рассмотреть окраску и все щетинки центральной части и одной из сторон. Булавка должна выходить слегка впереди тазика средних ног (рис. 28). Желательно, чтобы крылья были направлены вверх. Чтобы придать им такое положение, можно слегка сжать грудь мухи. Ноги следует расположить близко к телу, но так, чтобы они не загораживали плевры груди. При накалывании примерно одна треть булавки оставляется над насекомым и две трети находится под ним. Некоторых крупных с длинными ногами комаров накалывают в бок, стараясь провести булавку косо, чтобы она проходила через разные части бочков груди. Чтобы ноги не обламывались, под насекомое помещают прямоугольный кусок нетолстого белого картона.

Также в бок во многих случаях накалывают мелких двукрылых на минуции, но можно использовать и наколку в среднеспинку. Минуции затем накалывают на картонные прямоугольные пластинки, а те, в свою очередь, на булавки. Вместо картонных пластинок используют сердцевину бузины или иную пористую субстанцию, например, часть высушенного плодового тела

древесного гриба *Polyporus*. Применяют также наклеивание мелких двукрылых на картонные треугольнички или приклеивание их к обычной энтомологической булавке. В этих случаях двукрылых (обычно мелких мух) приклеивают боком.

Каждое насекомое необходимо этикетировать, указав обязательно место (географическое), дату и фамилию сборщика. Если необходимо, указывают биотоп, высоту над уровнем моря и другие уточнения (например, „на свет", „в помещении" и т. п.). Если нет возможности наколоть насекомых в тот же день, целесообразно поместить морилку в холодильник (при наличии таких удобств), и наколоть насекомых позднее. Другой способ – хранение собранных двукрылых на ватных слоях. При этом их следует раскладывать аккуратно, а не высыпать вместе со всем сором, попавшим в морилку. Насекомые, раскладываемые на ватные слои, так же, как и помещаемые в фиксирующие жидкости, обязательно должны быть этикетированы. Этикетка пишется на листе бумаги, закрывающем ватный слой. Желательно под ватный слой, находящийся в закрываемом конверте, также помещать лист бумаги. В этом случае ватные слои легче перемещать при просмотре. Ватные слои хранят в плотно закрываемых коробках или специальных ящиках.

Иногда свежесобранных двукрылых помещают в широкие пробирки и закрывают ватной пробкой, чтобы они не могли перемещаться и ломаться, когда высохнут. Этикетка на бумаге обычно помещается выше первой ватной пробки, и пробирка закрывается другой пробкой. Но в таких пробирках насекомых нельзя просматривать, как на ватных слоях, и в дальнейшем двукрылых с ватных слоев и из пробирок обычно накалывают на энтомологические булавки. Предварительно ватный слой или пробирку помещают в закрытый сосуд, содержащий на дне увлажненный и прокаленный перед этим песок. Если такая влажная камера используется длительное время, для предотвращения появления плесени можно поместить в нее кристаллик фенола или тимола. Длительность содержания двукрылых во влажной камере зависит от размера двукрылых, длительности их хранения в сухом состоянии и степени влажности в камере. Накалывать насекомых можно, когда они становятся достаточно гибкими и не ломаются. Крупных двукрылых держат во влажной камере обычно не менее 12 ч, мелких – 3-4 ч.

Применяется хранение двукрылых в этиловом спирте (70 %), реже в формалине (4 %), но последнее несравненно хуже. Фиксацию и хранение в спирте обязательно используют для некоторых (в основном мелких) комариков, таких как Cecidomyiidae, Chironomidae, Sciaridae и других, или паразитических бескрылых форм (Braulidae, Streblidae, Nycteribiidae). Хранить спиртовые сборы необходимо в темном месте (закрытых шкафах), иначе насекомые

быстро обесцвечиваются. Самое лучшее – хранить такие сборы в холодильнике. Необходимо не допускать испарения фиксирующей жидкости и своевременно доливать ее в емкости для хранения. Существует несколько способов переводить спиртовые сборы (немелких комариков) для наколки насекомых на булавки без потери ими формы и цвета. Один из таких методов следующий.

Переносят насекомых в смесь из равных частей 70 % спирта и этилацетата (уксусного эфира), накалывают крупных мух на булавки в жидкости, а мелких оставляют свободными и держат в этой жидкости сутки. Затем переносят насекомых в чистый уксусный эфир (с добавлением нескольких капель этиленгликоля) на 2-4 ч. После этого вынимают каждый экземпляр отдельно, помещают на фильтровальную бумагу и поправляют ноги и крылья. Мелких мух накалывают или (после высыхания) наклеивают.

Для определения двукрылых до уровня семейства строение гениталий самцов практически не используется, но для дальнейшего определения до родов и (особенно) видов в ряде случаев это необходимо. У крупных форм часто достаточно при наколке насекомого отогнуть гениталии, чтобы детали были видны при дальнейшем исследовании под бинокуляром. Однако у мелких форм необходимо отчленение гениталий и их мацерация в щелочи для рассматривания деталей при более сильном увеличении. При этом неизбежно возникает проблема дальнейшего хранения отчлененной вершины брюшка, если оно не переводится в препарат на стекле. Гениталии большинства двукрылых – объемные, и часто их необходимо рассматривать в разных ракурсах. Для таких случаев отчлененная часть брюшка хранится в глицерине. Выпускаются специальные крошечные пробирки из прозрачного полимера, которые можно подкалывать на булавку под экземпляр. В случае отсутствия специальных пробирок их можно самостоятельно изготовить из бытовых полимерных трубочек. Метод приготовления показан на рис. 28.

Основная литература по двукрылым насекомым

Основными пособиями по определению двукрылых до видового уровня на русском языке служат издания в сериях „Фауна СССР” и ее продолжение „Фауна России” и „Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР”. Оба издания продолжающиеся и далеки до завершения, они публикуются в Ленинграде – С.-Петербурге в издательстве „Наука”. В первой серии с 1937 по 1989 гг. опубликован 21 том, посвященный разным группам двукрылых. Эта серия дает полный обзор фауны России и сопредельных стран и включает описание всех включенных таксонов. Во второй серии издано (с 1927 по 1984 гг.) 22 тома. Это издание посвящено либо

личинкам двукрылых, либо обзору региональной фауны какого-либо семейства, либо содержит только определитель без описания видов. В этой серии были опубликованы 2 тома по двукрылым под редакцией А.А. Штакельберга и Э.П. Нарчук в „Определителе насекомых европейской части СССР" в 1969 и 1970 гг. В издании „Определитель насекомых Дальнего Востока России" опубликован пока один том по двукрылым (Владивосток: „Дальнаука", 1999. Том 6, ч. 1).

Из зарубежных изданий наиболее полная сводка по двукрылым Палеарктики – также пока неоконченное многотомное издание „Die Fliegen der palaearktischen Region", начатое по инициативе и под редакцией Е. Линднера (Erwin Lindner). Оно издается в Штутгарте (Германия), в нем участвуют крупнейшие диптерологи, в том числе и российские. Издание публикуется отдельными книжками (Lieferung) примерно по 48 страниц в каждом. Вышли уже 330 выпусков, преимущественно на немецком, но также и на английском языках. В этой серии, кроме определительных таблиц, приведены полные описания всех таксонов. Хотя она охватывает почти всех двукрылых, но сведения по многим семействам уже не соответствуют современному уровню знаний. Для двукрылых Неарктической области начато в 1980 г. аналогичное издание „Flies of the Nearktic Region" под редакцией Г. Гриффитса (Graham C. D. Griffiths), также публикуемое в Штутгарте. В ряде стран имеются продолжающиеся издания, аналогичные „Фауне России" или „Определителям", содержащие выпуски по двукрылым: например, в Англии – „Handbooks for identification of British insects", во Франции – „Faune de France", в Румынии – „Fauna Romania", в Китае – „Fauna sinica", в Израиле – „Fauna Palaestina", в Польше – „Klucze do oznaczania owadow Polski", в Венгрии – „Fauna Hungariae", в Швейцарии – „Fauna Helvetica" и другие.

По неарктическим двукрылым изданы 3 тома руководства „Manual of Nearctic Diptera", 1981, 1987, 1989 (Канада, Оттава). В этом издании, кроме обширного очерка по морфологии имаго и личинок и обсуждения филогении отряда, содержатся сведения по всем семействам двукрылых неарктической фауны и ключи для определения до уровня родов. Аналогичное издание начато для фауны Палеарктики в Венгрии („Science Herald", Budapest). Опубликованы 4 тома „Contributions to a manual of palaearctic Diptera" (том 1, 2000; том 2, 1997; том 3, 1998 и том Appendix, 2000 г.) Эти тома содержат обзоры отдельных семейств и ключи для определения родов.

Для всех зоогеографических областей Земли изданы видовые каталоги двукрылых, в том числе для Палеарктики с 1984 по 1993 гг. опубликованы 13 томов „Catalogue of Palaearctic Diptera" (Akademia Klado, Budapest). В каталогах содержаться краткие сведения обо всех таксонах двукрылых соответствующего региона (с указанием автора, года, названия публикации) и для всех

видов типовой местности, синонимов и распространения. В составлении каталогов участвовали практически все известные диптерологи, специалисты по отдельным семействам двукрылых. Опубликован также каталог ископаемых двукрылых [N. Evenhius Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera), 1994, Leiden].

Номенклатурные вопросы, связанные с названиями таксонов уровня семейства, подробно рассмотрены в книге C.W. Sabrosky „Family-group names in Diptera. An annotated catalog", 1999, Leiden.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ ПО ВЗРОСЛЫМ НАСЕКОМЫМ

На указанных (после названия семейства) страницах приведены краткие сведения о семействе

1(326). Крылья хорошо развиты, обычно длиннее брюшка, имеют четкие жилки (рис. 11-27). Если по краю пластинки крыла имеются волоски, то они значительно короче пластинки крыла.

2(91). Антенны, кроме 2 основных члеников скапуса и педицелла, имеют более или менее длинный жгутик (флагеллум), состоящий более чем из 4 флагелломеров. Членики флагеллума более или менее одинаковы по форме и размеру (рис. 9). Обычно антенны длиннее головы, иногда длиннее тела. Если членики антенн гребенчатые, то на среднеспинке имеется *V*-образный поперечный шов между основаниями крыльев (рис. 1, *4*). Щупики обычно 3-5-члениковые. Задняя кубитальная ячейка (*cup*) открытая, почти никогда не сужается к краю крыла (рис. 11-16). Если флагелломер короткий, и его членики более узкие, чем основные (флагелломер аристоподобный), то следует проверить по тезе 41(42) .... Подотряд **Nematocera** – длинноусые двукрылые

3(14). Среднеспинка с *V*-образным поперечным швом между основаниями крыльев, вершина шва обращена к щитку (рис. 1, *4*). Анальных жилок 2 или 1 (рис. 11, *2-5*, *7-10*). Обычно это – крупные или средних размеров комары (рис. 34, *1*, *2*).

4(5). Анальная жилка одна. Имеются 5 ветвей радиальной жилки, впадающих самостоятельно в край крыла. Дискоидальная ячейка лежит в средней части крыла (рис. 11, *2*; 18, *11*). Крылья обычно окрашены. Простые глазки отсутствуют........... Семейство **Tanyderidae** (с. 238)

5(4). Анальных жилок две, обе доходят до края крыла. Имеются только 4 ветви радиальной жилки, впадающих самостоятельно в край крыла. Дискоидальная ячейка лежит в дистальной части крыла (рис. 11, *3-5*, *7-10*; 12, *5*, *6*). Простые глазки имеются или отсутствуют.

6(7). Имеются 2-3 простых глазка. Жилка A_2 изогнутая и короткая, впадает в край крыла вблизи его основания, далеко от впадения A_1 (рис. 12, *5*, *6*). .... Семейство **Trichoceridae** – зимние комары (с. 243)

7(6). Простые глазки отсутствуют или они рудиментарные. Обе анальные жилки длинные, слабо расходятся и вливаются в край крыла вблизи друг друга (рис. 11, *3-5*, *7-10*).

8(9). Субкостальная жилка (Sc_1) обычно отсутствует или она неполная, или в вершинной части повернута назад и вливается в R_1. Свободный конец жилки *CuA*, т.е. жилка CuA_2 не проходит как прямое продолжение ее основного отрезка, выглядит как поперечная жилка, направленная вперед и связанная с впереди лежащей жилкой (рис. 11, *3-5*). Последний членик щупиков длинный, значительно длиннее всех предыдущих, взятых вместе............ Семейство **Tipulidae** – комары долгоножки (с. 242)

9(8). Субкостальная жилка (Sc_1) всегда полная, вливается в костальную и при этом соединена с R_1 или оканчивается свободно. Жилка CuA_2 проходит как прямое продолжение жилки *CuA* (рис. 11, *7-10*; 12, *6-8*). Последний членик щупиков не длиннее или едва длиннее всех предыдущих, взятых вместе.

10(11). Субкостальная жилка оканчивается свободно (рис. 12, *6-8*).......... .... Семейство **Cylindrotomidae** (с. 176)

11(10). Субкостальная жилка вливается в костальную и соединена с R_1 (рис. 11, *7-10*).

12(13). Глаза в волосках. Субкостальная жилка Sc_1 длинная, заходит за разветвление *Rs*. Жилка Sc_2 отходит ближе к основанию крыла, чем ответвляется *Rs*. Если глаза голые, то жилка *r-m* расположена ближе к основанию крыла, чем место ответвления *Rs*, а жилка *mq* отходит от M_2 ближе к вершине крыла, чем разветвляется M_{1+2} .... Семейство **Pediciidae** (с. 215)

13(12). Глаза всегда голые. Жилка Sc_2 отходит обычно ближе к вершине крыла, чем ответвляется *Rs*, или около места ответвления *Rs* (рис. 11, *7-10*). Если отходит ближе к основанию крыла, чем место отхождения *Rs*, то жилка Sc_1 короткая, *r-m* расположена ближе к краю крыла, чем место ответвления R_5 от R_{4+5}, а жилка *mq* ближе к основанию крыла, чем место разветвления M_{1+2}, если последняя разветвлена .... Семейство **Limoniidae** – комары болотницы (с. 196)

14(3). Среднеспинка без *V*-образного поперечного шва между основаниями крыльев (рис. 12, *1*, *2*). Если легкое *V*-образное вдавление имеется, то его ветви начинаются не у основания крыльев, а в передней части среднеспинки у постпронотума (плечевых бугорков). Обычно средних размеров или мелкие комары.

15(18). Крылья с сеткой тонких линий между настоящими жилками, которые всегда несколько редуцированы. Анальная лопасть крыла хорошо развита (рис. 12, *1*, *2*). Крылья иногда длинные и вееровидные.

16(17). Крылья очень широкие вееровидные, от настоящих жилок остаются лишь рудименты. Антенны из 6 члеников, у самцов последний членик антенн сильно удлинен. Простые глазки отсутствуют, ротовые органы не развиты, комары не питаются .... Семейство **Deuterophlebiidae** (с. 178)

17(16). Крылья не очень широкие (рис. 12, *1*, *2*). Антенны из 13 члеников, у самцов последний членик антенн неудлиненный. Имеются 3 простых глазка, ротовые органы развиты (рис. 4, *4-6*) .... Семейство **Blephariceridae** – сетчатокрылые комары (с. 155)

18(15). Крылья без сетки тонких линий между настоящими жилками.

19(48). Простые глазки на темени отсутствуют.

20(37). В край крыла впадают 10-11 жилок, анальная жилка доходит до края крыла (рис. 11, *11-13*; 12, *3*, *4*, *9*, *10*; 13, *1-4*).

21(22). Только R_3 впадает в край крыла, короткая R_2 соединена с R_1. Жилка R_{4+5} всегда разветвлена, и ветви R_4 и R_5 впадают в край крыла самостоятельно (рис. 12, *9*). Первый членик антенн длиннее 2-го. Голени с вершинными шпорами. Имеются преджужжальца .... Семейство **Ptychopteridae** (с. 222)

22(21). Жилки R_2 и R_3 впадают в край крыла самостоятельно. Жилка R_{4+5} слита, или имеются отдельные жилки R_4 и R_5, впадающие в край крыла самостоятельно (рис. 11, *12*, *13*; 12, *3*, *4*, *10*). Первый членик антенн рудиментарный, 2-й полусферический. Голени без вершинных шпор.

23(30). Жилка *Sc* короткая, оканчивается свободно, или впадает в костальную жилку или в R_1. Перед разветвлением R_2 и R_3 в край крыла впадает только одна жилка R_1 (рис. 11, *12*, *13*). Если *Sc* впадает в костальную, то она также связана поперечной *sc-r* с R_1.

24(29). Имеются 5 ветвей радиальных жилок, впадающих самостоятельно в край крыла, т.е. между разветвлением *R* и разветвлением *M* проходят 2 жилки (рис. 11, *12*, *13*).

25(28). Место отхождения общего ствола R_{2+3} расположено близ основания крыла (рис. 11, *12*). Крылья широкие, заострены на вершине, в покое расположены кровлеобразно или плоско одно над другим. Хоботок короткий и толстый, короче головы.

26(27). Щупики 4-члениковые. Жилка CuA_2 длинная, впадает в задний край крыла у его середины (рис. 11, *12*) .... Семейство **Psychodidae** – бабочницы (с. 222)

27(26). Щупики 5-члениковые. Жилка CuA_2 короткая, впадает в задний край крыла вблизи его основания. Если CuA_2 более длинная, то антенны более чем из 25 члеников .... Семейство **Nemopalpidae** (с. 207)

28(25). Место ответвления общего ствола R_{2+3} расположено близ середины крыла (рис. 11, *13*; 35, *6*). Крылья в покое подняты под углом наверх. Хоботок длинный и тонкий, длиннее головы. Самки сосут кровь . . . . Семейство **Phlebotomidae** – москиты (с. 217)

29(24). Имеются только 4 жилки *R*, впадающие в край крыла; между радиальным и медиальным разветвлениями проходит только 1 жилка или ни одной . . . . Семейство **Trichomyiidae** (с. 243)

30(23). Жилка *Sc* более длинная, впадает в костальную жилку посередине крыла или даже ближе к его вершине. Перед первой разветвляющейся жилкой R_2 и R_5 в край крыла впадают 2 жилки, *Sc* и R_1, которые не связаны между собой поперечной жилкой.

31(32). Общий ствол R_{2+3} арковидно изогнут вперед. Жилка *Sc* более короткая, впадает в костальную посередине переднего края крыла, примерно на одном уровне с отхождением R_1 (рис. 12, *3*, *4*). Жилки крыла не покрыты чешуйками или длинными волосками, имеются только короткие редкие волоски. Членики жгутика антенн в коротких равномерно расположенных волосках . . . . Семейство **Dixidae** – земноводные комары (с. 180)

32(31). Общий ствол R_{2+3} прямой, не изогнут арковидно вперед. Жилка *Sc* более длинная, впадает в костальную за серединой переднего края крыла и значительно дистальнее места отхождения R_1 (рис. 12, *10*; 13, *1-4*). Жилка крыла покрыта чешуйками или густыми длинными волосками.

33(34). Хоботок длинный, выступает за клипеус и часто длиннее головы и груди, вместе взятых (рис. 1, *1*). Щупики не изогнуты, направлены вперед, иногда равны по длине хоботку. Жилки крыла, его задний край, ноги и брюшко покрыты чешуйками. Самки, за редким исключением, сосут кровь позвоночных животных . . . . Семейство **Culicidae** – настоящие, или кровососущие комары (с. 175)

34(33). Хоботок короткий, едва выступает за клипеус, значительно короче головы и груди, вместе взятых. Щупики изогнуты. Жилки крыла, голова и ноги в торчащих волосках; чешуйки имеются только на заднем крае крыла.

35(36). Клипеус маленький и почти голый (рис. 4, *3*). Жилка R_1 оканчивается на середине или за серединой длины крыла (рис. 16, *9*) . . . . Семейство **Corethrellidae** (с. 172)

36(35). Клипеус большой и опушенный (рис. 4, *2*). Жилка R_1 более длинная и оканчивается у вершины крыла (рис. 12, *10*) . . . . Семейство **Chaoboridae** (с. 166)

37(20). В край крыла впадает не более 8 жилок, обычно меньшее число. Анальная жилка не доходит до края крыла или полностью отсутствует (рис. 13, *4-9*, *11*; 15, *6-10*).

38(39). Первый членик всех лапок сильно укорочен, значительно короче 2-го и иногда более или менее слит с ним. Два первые членика антенн почти равны по длине друг другу. Членики антенн с сенсорными нитями или выростами (рис. 9, *8-18*). Крылья почти без поперечных жилок; продольных жилок, впадающих в край крыла, не более 4 (рис. 15, *6-10*). Мелкие комарики .... Семейство **Cecidomyiidae** – комары галлицы (с. 162)

39(38). Первый членик всех лапок не короче 2-го, а обычно длиннее его. 1-й членик антенн почти рудиментарный, 2-й более или менее удлиненный.

40(43). Антенны короткие, не длиннее головы, и в коротких волосках.

41(42). Жилка *C* обходит все крыло, хотя слабее выражена на его заднем крае. Все продольные жилки крыла более или менее одинаково склеротизованы. Поперечные жилки крыла сдвинуты к его основанию. Крылья неширокие (рис. 13, *4*). Основной членик флагелломера антенны (3-й по счету от головы) утолщен, остальные членики тонкие, выглядят как ариста, вершинный членик антенны несет 2-3 торчащие щетинки .... Семейство **Thaumaleidae** (с. 240)

42(41). Жилка *C* развита только по переднему краю крыла до впадения R_5. Продольные жилки, идущие у переднего края крыла, сильнее склеротизованы, чем жилки заднего края крыла. Крылья широкие, их анальная лопасть хорошо развита (рис. 13, *10*). Членики жгутика антенн более или менее одинаковы по ширине с основными члениками антенн (рис. 9, *22*) .... Семейство **Simuliidae** – мошки (с. 231)

43(40). Антенны длинные, значительно превышают длину головы и в длинных волосках, особенно у самцов (рис. 9, *6*).

44(45). Имеется только одна ветвь жилки *M* (M_{1+2} не разветвлена). Жилки *R* обычно длинные, три ветви *R* (R_1, R_{2+3} и R_{4+5}) обычно достигают края крыла, причем R_{4+5} часто оканчивается у вершины крыла (рис. 12, *10-12*; 13, *11*). Дыхальце переднегруди ясно овальное, не отделено от постдыхальцевой мембраны и расположено ниже края паратергита. Постнотум с продольной бороздкой. Ротовые органы у обоих полов лишены функционирующих мандибул. Мелкие и более крупные (иногда до 10 мм) комары ..... Семейство **Chironomidae** – комары-звонцы, или комары-дергуны (с. 167)

45(44). Имеются 2 ветви *M* на общем стволе; жилка M_{1+2} разветвлена. Только 2 ветви *R* (R_1 и R_{4+5}) достигают края крыла. Если имеется R_{2+3}, она расположена косо и образует замкнутую радиальную ячейку. Жилки *R* оканчиваются обычно в основной половине крыла (рис. 13, *5-9*). Дыхальце переднегруди округлое, отделено от постдыхальцевой мем-

браны дорсальным выростом анэпистерна и расположено на уровне нижнего края паратергита. Постнотум обычно без продольной бороздки. У самок могут быть колющие функционирующие мандибулы. У всех видов крылья лежат на спинке плоско одно на другом, иногда крылья пятнистые (рис. 35, *2*). Мелкие (1-4 мм) комары.

46(47). Поперечная жилка *r-m* имеется. Мембрана крыла, как правило, в волосках (имеются макро- и микротрихии) (рис. 13, *5-8*). Антенны самок из 13 члеников (рис. 9, *6*). Щупики, как правило, из 5 члеников .... Семейство **Ceratopogonidae** – мокрецы (с. 164)

47(46). Поперечная жилка *r-m* отсутствует. Мембрана крыла без макротрихий (рис. 13, *9*). Антенны самок из 11-12 члеников. Щупики всегда из 4 члеников .... Семейство **Leptoconopidae** (с. 196)

48(19). Простые глазки на темени имеются, иногда срединный глазок отсутствует или несколько редуцирован, маленький.

49(54). На крыле, кроме двух ячеек в основании крыла, имеется дискоидальная ячейка – *d* или дискомедиальная *dm*. Жилка *M* с тремя ветвями, отходящими от этой ячейки (рис. 16, *5*, *6*; 18, *12*).

50(53). Ветви жилки *Rs*: R_{2+3} и R_{4+5} не соединены между собой поперечными жилками (рис. 16, *5*, *6*).

51(52). Крылья с хорошо выраженными темными пятнами, мембрана крыла с макротрихиями. Костальная жилка не заходит за R_{4+5} (рис. 16, *5*). Антенны не превышают длину головы и груди, взятых вместе. Лицо более широкое, чем лоб. У самцов глаза более сильно сближены, чем у самок, и иногда соприкасаются .... Семейство **Anisopodidae** (с. 147)

52(51). Крылья, кроме птеростигмы, прозрачные, или имеется только неясное затемнение на поперечных жилках или в вершине ячейки *d*. Крыловая мембрана без макротрихий. Костальная жилка по краю крыла заходит за вершину R_{4+5} (рис. 16, *6*). Лицо более узкое, чем лоб. Антенны длинные, превышают длину головы и груди, вместе взятых. У самцов и самок глаза широко расставлены .... Семейство **Olbiogastridae** (с. 212)

53(50). Обе ветви *Rs* (R_{2+3} и R_{4+5}) соединены дополнительной поперечной жилкой *r-r*, в результате чего образуется замкнутая ячейка br_3 (рис. 18, *12*) .... Семейство **Cramptonomyiidae** (с. 174)

54(49). На крыле в основании имеются 2 основные ячейки или они слиты, или отсутствуют. Замкнутой дискоидальной (*d*) или дискомедиальной (*dm*) нет (рис. 16, *1-3*, *7*, *10*, *11*). Жилка *M* не более чем с 2 ветвями.

55(62). Под коготками на ногах 3 присоски: имеются пульвиллы и лопастевидный эмподий (рис. 8, *8*).

56(57). Жилка *R* с 4 ветвями. R_2 и R_3 разделены в вершинной части, и R_2 соединяется с R_1 у края крыла. R_{4+5} отходит отдельным стволом и не разветвлена (рис. 16, *7*). Среднеспинка с 2 блестящими овальными пятнами. Голени всех ног без вершинных шпор .... Семейство **Axymyiidae** (с. 154)

57(56). Жилка *R* с 2 или 3 ветвями. R_{2+3}, если имеется, находится на общем стволе с R_{4+5} в основании и не соединяется с R_1 на вершине (рис. 16, *1-3*, *10*, *11*). Среднеспинка без блестящих пятен. Средние и задние голени с вершинными шпорами.

58(61). Жилка *R* имеет 3 ветви, т.е. *Rs* разветвлена (рис. 16, *10*, *11*). Бедра и голени не утолщены, голени с небольшими вершинными шпорами.

59(60). Антенны довольно длинные; каждый флагелломер в 3-10 раз длиннее своей ширины; 1-й флагелломер особенно длинный: в 1.5 раза длиннее головы, такой же длины или длиннее, чем 2 последующие членика, взятые вместе .... Семейство **Hesperinidae** (с. 191)

60(59). Антенны довольно короткие, с компактно расположенными флагелломерами, которые не длиннее своей ширины; 1-й флагелломер во много раз короче головы .... Семейство **Pleciidae** (с. 220)

61(58). Жилка *R* имеет только 2 ветви, т.е. *Rs* без разветвления (рис. 16, *1-3*). Передние бедра сильно утолщены, передние голени на вершине с 2 мощными шпорами или с венцом более мелких шпор .... Семейство **Bibionidae** – комары-толстоножки (с. 155)

62(55). Пульвиллы под коготками на лапках отсутствуют или едва развиты; под коготками не бывает 3 присоски (рис. 8, *9*).

63(80). Все голени с вершинными шпорами, часто довольно длинными; кроме того, ноги часто в длинных щетинках. Иногда у мелких комариков с более или менее укороченными крыльями шпоры очень короткие. В этих случаях задние бедра не булавовидные, а членики антенн не несут стекловидных сенсорий или прозрачных шипов. Тазики часто (но не всегда) удлиненные, равны половине длины бедра.

64(65). Глаза над основаниями антенн соприкасаются или слиты и образуют более или менее широкий мостик (рис. 4, *8*). Длина общего стебля *M* и каждой из его ветвей (M_1 и M_2) почти равны друг другу; разветвление колоколообразное; задняя поперечная жилка (*bm-cu*) всегда отсутствует (рис. 15, *1-3*). Тазики ног не удлиненные .... Семейство **Sciaridae** – почвенные комарики (с. 229)
В роде *Pnyxia* Johannsen глазной мост отсутствует. Крылья у самцов укороченные, жилкование на рис. 15, *3*. Самки бескрылые. Щупики одночлениковые с усеченной вершиной. Голова вытянутая, в 1.5 раза длиннее своей ширины.

65(64). Глаза над антеннами разделены лбом. Развилок *M* не колоколообразный; задняя поперечная жилка (*bm-cu*) имеется или отсутствует.

66(67). Имеются 4 ветви *R*, впадающие самостоятельно в костальную жилку (R_1, R_2, R_3 и R_{4+5}), т.е. передняя ветвь *Rs* разветвлена (рис. 12, *9*). Антенны 16-17-члениковые. Тазики не удлиненные, короче половины длины бедра . . . . Семейство **Pachyneuridae** (с. 214)

67(66). Имеются 3 (R_1, R_{2+3} и R_{4+5}) или 2 ветви *R* (R_1 и R_{4+5}), впадающие в костальную жилку или одна из них впадает в R_1 (рис. 14, *1-11*). Тазики удлиненные, длиннее половины длины бедра.

68(71). Стволы жилок *M* и CuA_1 разделены: не слиты и не соединены поперечной жилкой *bm-cu*. Жилка *A* не доходит до края крыла (рис. 14, *7*, *9-12*).

69(70). Переднегрудь с крепкими щетинками. Голова выпуклая сзади. Антенны отходят примерно посередине головы. Общий ствол *M* развит; самое большее имеется перерыв в передней ветви развилка (рис. 14, *9-12*). Орбитальные щетинки не образуют четко выраженного ряда . . . . Семейство **Mycetophilidae** – грибные комары (с. 204)

70(69). Переднегрудь без крепких щетинок. Голова сзади уплощенная. Антенны отходят выше середины головы. Общий ствол *M* не развит (рис. 14, *7*). Орбитальные щетинки отстоящие, наклонены вперед и расположены в четкий ряд . . . . Семейство **Manotidae** (с. 199)

71(68). Жилка M_{3+4} и CuA_1 или слиты на коротком расстоянии или соединены поперечной жилкой *bm-cu*. Жилка *A* хотя бы в виде складки доходит до заднего края крыла (рис. 14, *1-6*)*.

72(77). Передняя поперечная жилка *r-m* имеется, хотя бы и короткая (рис. 14, *1*, *2*, *5*).

73(74). Жилка R_{2+3} длинная, длиннее половины длины R_5. Жилка *Sc* короткая и оканчивается свободно, не впадает в костальную жилку (рис. 14, *2*). Переднегрудь с длинными щетинками . . . . . Семейство **Ditomyiidae** (с. 180)

74(73). Жилка R_{2+3} короткая, короче половины длины R_5 или совсем отсутствует. Жилка *Sc* обычно длинная и впадает в костальную жилку (рис. 14, *1*, *5*). Переднегрудь без длинных щетинок.

75(76). Обе поперечные жилки – передняя *r-m* и задняя *bm-cu* расположены далеко друг от друга, поэтому задняя основная ячейка значительно короче передней. Имеются три ветви *R*: R_1, R_{2+3} и R_{4+5}, причем R_{2+3} короткая и оканчивается вблизи вершины R_1 (рис. 14, *1*). Жилка *Sc* полная и впадает в костальную жилку. Переднегрудь без длинных щетинок . . . . Семейство **Bolitophilidae** (с. 156)

---

* Сюда же относятся Lygistorrhinidae, но у них основания стволов жилок M_{3+4} и CuA_1 не видны. Жилки *R* и *Rs* идут раздельно от основания крыла. Хоботок в несколько раз длиннее головы.

76(75). Обе поперечные жилки (*r-m* и *bm-cu*) расположены более или менее в одну линию, перпендикулярную продольной оси крыла (рис. 14, *5*). Базальные ячейки слиты, радиальная жилка имеет две ветви – R_1 и R_{4+5} т.е. развилок на *Rs* отсутствует (рис. 14, *5*). Среднеспинка с рядами длинных щетинок .... Семейство **Diadocidiidae** (с. 178)

77(72). Передняя поперечная жилка (*r-m*) отсутствует, так как *Rs* и *M* сливаются на коротком расстоянии.

78(79). Антенны утолщенные, короткие и часто уплощенные (рис. 34, *10*). Голени хотя бы с маленькими щетинками; задние голени с не равными по длине вершинными шпорами. Жилки M_{3+4} и CuA_1 расходятся от самого основания (рис. 14, *3*, *4*). Анэпистерн без щетинок .... Семейство **Keroplatidae** – комары-плоскоуски (с. 195)

79(78). Антенны неутолщенные, нитевидные, обычно длиннее тела. Голени в длинных волосках, но без щетинок. Жилки M_{3+4} и CuA_1 в основании сближены и только в дальнейшем расходятся (рис. 14, *6*). Щетинки на анэпистерне имеются .... Семейство **Macroceridae** – комары-длинноуски (с. 199)

80(63). Все голени (или только средние и задние) без вершинных шпор. Тазики обычно короткие, заметно менее половины длины бедра, реже длинные, длиннее 1/2 длины бедра. Если имеются на голенях небольшие шпоры, то задние бедра булавовидно утолщены или членики антенн со стекловидными сенсориями или прозрачными шипами.

81(86). Имеются 3 хорошо развитых простых глазка.

82(83). Имеются 3 ветви радиальной жилки R_1, R_{2+3}, R_{4+5} и хорошо выраженная основная ячейка крыла (рис. 14, *8*). Тазики большие, их длина составляет более половины длины бедра .... Семейство **Mycetobiidae** (с. 204)

83(82). Имеются только 2 ветви радиальной жилки: R_1 и R_{4+5}. Хорошо выраженная основная ячейка на крыле отсутствует (рис. 15, *4*, *5*, *11-14*). Тазики обычно более короткие.

84(85). Антенны короткие; флагелломеры шире своей длины, компактно расположены (рис. 34, *9*). Тело голое, компактное, крылья без волосков (рис. 34, *9*). Радиальная и костальная жилки заканчиваются в основной половине крыла (рис. 15, *11-14*). Глаза почковидные, над антеннами имеется довольно широкий глазной мост .... Семейство **Scatopsidae** (с. 227)

83(82). Антенны длинные; флагелломеры хорошо отделены друг от друга, часто с сенсориями в виде стекловидных придатков или прозрачных шипов. Тело с волосками; особенно хорошо заметны волоски по заднему краю крыла. Жилкование на рис. 15, *4*, *5*. Глазковый мост над

антеннами узкий, иногда частично или полностью редуцирован .....
.... Семейство **Lestremiidae**, часть (с. 196)

86(81). Срединный простой глазок отсутствует или несколько редуцирован, маленький.

87(88). Задние бедра булавовидно расширены к вершине. Жилка R_3 разветвлена, и в костальную впадают 3 радиальные жилки; из них средняя отходит под прямым углом. Крупные комары с длиной крыла 4.5-9 мм
.... Семейство **Canthyloscelididae** (с. 160)

88(87). Задние бедра не расширены. Жилка R_5 не разветвлена или R_1 и R_5 частично слиты. Более мелкие комары, с длиной крыла не более 4-5 мм.

89(90). Глаза под антеннами слиты. Жилки R_1 и R_{4+5} частично слиты (рис. 16, *8*). Членики антенн без сенсорий .... Семейство **Synneuridae** (с. 235)

90(89). Глаза под антеннами широко расставлены. Жилки R_1 и R_{4+5} идут самостоятельно (рис. 15, *4*, *5*). Членики антенн со стекловидными сенсориями или прозрачными шипами ...... Семейство **Lestremiidae**, часть (с. 196)

91(2). Антенны состоят из 2 основных члеников и единственного 3-го членика, или 1-го флагелломера, который может быть простым или расчлененным. В последнем случае членики, следующие за 2-м члеником, отличаются от него по форме и размеру, соединены относительно компактно и частично слиты. Нерасчлененный 1-й флагелломер на вершине или на дорсальной стороне несет палочковидный придаток (стилус) или тонкий щетинковидный придаток (аристу) (рис. 10). Если антенны имеют длинный зазубренный или гребенчатый длинный флагелломер, то задняя кубитальная ячейка всегда замкнутая, а между основаниями крыльев на среднеспинке нет *V*-образного поперечного шва. Щупики 1-3-члениковые. Плевральный шов среднегруди не прямой, а 2 раза меняет свое направление. Кроме крыловой чешуйки, в основании крыла всегда развита грудная чешуйка ....
.... Подотряды **Brachycera – Orthorrhapha** и **Cyclorrhapha**

92(165). Над антеннами нет дуговидного шва, спускающегося по сторонам вдоль края глаз. Жилка CuA_2 обычно длинная, достигает края крыла и соединяется с A_1; иногда (Empididae, Dolichopodidae, Athelestidae, Hybotidae, Microphoridae) более короткая.

93(144). Задняя кубитальная ячейка (*cup*) длинная, на вершине открытая или замкнутая, но тогда с коротким стебельком (рис. 18, *1-10*; 19, *1-6*). Если эта ячейка короткая, а стебелек длинный, то вершина ячейки заостренная. В сомнительных случаях стилус антенны крошечный и расположен сбоку 1-го флагелломера.

94(119). Эмподий развитый, сходный с пульвиллами, так что под коготками расположены 3 одинаковые присоски (рис. 8, *8*).

95(96). Жгутик антенны состоит из 20-35 члеников, зазубренных или с выростами, так что антенны выглядят гребенчатыми. Глаза по переднему краю с выемкой на уровне основания антенн или несколько выше. Позади дискоидальной ячейки крыла имеется замкнутая ячейка m_3 . . . . Семейство **Rachiceridae** (с. 223)

96(95). 1-й флагелломер антенн иного строения, не бывает из столь многих члеников; его членики не зазубрены; антенны не имеют вид гребенчатых. Замкнутая ячейка m_3 позади дискоидальной ячейки *d* имеется или отсутствует.

97(98). Голова маленькая, обычно значительно у́же груди и подогнута вниз (рис. 2, *5*; 40, *1-3*). Грудь сильно выпуклая. Глаза соприкасаются у самцов и у самок. Нижняя грудная ячейка крыла очень большая, шире, чем голова. 1-й флагелломер состоит всего лишь из одного членика, рудименты остальных члеников неразличимы (рис. 10, *16*). Жилкование крыльев различное, костальная жилка обходит все крыло или проходит только по его переднему краю (рис. 18, *2-4*) . . . . Семейство **Acroceridae** – мухи-шаровки (с. 144)

98(97). Голова не столь мала, обычно шире половины ширины груди. Глаза у самцов обычно соприкасаются, у самок всегда широко расставлены. Грудная чешуйка крыла меньше ширины головы.

99(100). Жилкование в вершинной части крыла сетчатое; ветви жилок *R* и *M* идут более или менее параллельно и несколько сходятся к вершине крыла. Имеется сложная „диагональная” жилка, идущая от основания *Rs* к общему месту впадения CuA_1+M_3 (рис. 17, *12*) . . . . Семейство **Nemestrinidae** (с. 207)

100(99). Жилкование иное; ветви жилок *R* и *M* в вершинной части крыла расходящиеся; нет сложной „диагональной” жилки.

101(104). Костальная жилка развита только по переднему краю крыла, доходит только до R_5, который впадает в край крыла у вершины крыла, или не доходит до нее (рис. 17, *4-11*).

102(103). Костальная жилка далеко не доходит до вершины крыла, стебелек ячейки *cup* длинный (рис. 17, *5-11*). Голени (по крайней мере, задние) без вершинных шпор; шпоры иногда имеются лишь на средних голенях. Щиток на вершине иногда с шипами (рис. 36, *6-9*) . . . . Семейство **Stratiomyidae** – мухи-львинки (с. 233)

103(102). Костальная жилка оканчивается у вершины крыла; стебелек ячейки *cup* короткий, или отсутствует, так как жилки CuA_2 и A_1 сливаются у края крыла (рис. 17, *4*). Задние голени всегда с 1 или 2 вершинными шпорами . . . . Семейство **Xylomyidae** (с. 244)

104(101). Костальная жилка обходит все крыло, но по его заднему краю она бывает иногда более тонкая. R_5 впадает в край крыла у его вершины или за вершиной крыла (рис. 17, *1-3*; 18, *1*).

105(108). Жилка R_5 впадает в край крыла у его вершины (рис. 17, *1-3*).

106(107). Флагеллум антенны расчленен на несколько, до 8 колец (рис. 10, *1*). Крылышко не развито. Брюшко длинное с параллельными сторонами (рис. 36, *1*) .... Семейство **Xylophagidae** (с. 245)

107(106). Флагеллум антенны не расчленен, т.е. имеется только 1-й флагелломер, который несет несегментированную аристу, или флагеллум состоит не более, чем из 2 члеников. Задняя поперечная жилка *m-cu* отсутствует и жилка CuA_1 образует заднюю часть дискомедиальной ячейки (*dm*) (*Bolbomyia* Lw.), или замкнутая ячейка (*d* или *dm*) в центре крыла отсутствует .... Семейство **Rhagionidae** – мухи-бекасницы, часть (с. 224)

108(105). Жилка R_5 впадает в край крыла явно за его вершиной (рис. 18, *1*).

109(114). Флагеллум антенны разделен на кольца (рис. 10, *3-6*).

110(111). Передние голени с вершинной шпорой. Щиток с шипами по краю (рис. 36, *4*). Жилки R_4 и R_5 слабо дивергируют. Клипеус и скулы не вздуты .... Семейство **Coenomyiidae** (с. 172)

111(110). Передние голени без вершинных шпор. Щиток без шипов. Клипеус и скулы вздуты на всем протяжении или только над хоботком.

112(113). Жилки R_4 и R_5 сильно расходящиеся; расстояние между точками их впадения в край крыла превышает длину жилки R_4, не считая длины общего основания R_4 и R_5 (рис. 18, *1*). Позади задних дыхалец имеется чешуйкоподобное возвышение. Грудная и крыловая чешуйки крыла крупные и одинаковы по размеру или грудная чешуйка крупнее. 1-й брюшной тергит с глубокой выемкой по заднему краю и со срединной бороздкой. Задние голени с 2 шпорами или без шпор .... Семейство **Tabanidae** – слепни (с. 237)

113(112). Жилки R_4 и R_5 только слегка расходящиеся; расстояние между точками их впадения в край крыла меньше длины R_4, не считая длины общего основания R_4 и R_5. Позади задних дыхалец нет чешуеподобного возвышения. Крыловая чешуйка крыла крупная, а грудная едва видна. 1-й тергит брюшка без срединной выемки и бороздки. Задние голени только с 1 шпорой .... Семейство **Pelecorhynchidae** (с. 215)

114(109). Флагеллум антенны не разделен на кольца, т.е. имеется только 3 членика антенн, а вершинный членик (1-й флагелломер) с дорсальным или вершинным стилем или аристой (рис. 10, *8-10*).

115(116). Субскутеллум развит. Позади заднегрудного дыхальца имеется чешуйкоподобное возвышение, либо позади задних тазиков – склеротизованные пластинки, нависающие над стернитами брюшка. Ячейка r_1 замкнутая, так как R_1 и R_{2+3} сливаются у края крыла .... Семейство **Athericidae** (с. 152)

116(115). Субскутеллум не развит. Позади задних дыхалец нет чешуйкоподобного возвышения. Позади задних тазиков нет склеротизованных пластинок, нависающих над стернитами брюшка.

117(118). Крылья узкие, без развитой анальной лопасти и крылышка. Щиток маленький с плоской голой поверхностью. Передние голени с 1 вершинной шпорой .... Семейство **Vermileonidae** (с. 244)

118(117). Крылья более широкие с анальной лопастью и крылышком (рис.17, *1*). Щиток с выпуклой поверхностью, в волосках. Передние голени без вершинных шпор .... Семейство **Rhagionidae** – мухи-бекасницы, часть (с. 224)

119(94). Под коготками имеются лишь 2 присоски или их нет совсем. Эмподий или отсутствует или представлен в виде язычка или щетинки, не превышает половины длины пульвиллы и не образует настоящей присоски (рис. 8, *9*).

120(121). Имеется ложная жилка как хорошо заметная складка между R_5 и M, пересекающая переднюю поперечную жилку *r-m*. Ячейка m_1 замкнутая (рис. 21, *1*, *2*; 25, *12*, *13*). Мухи часто яркой окраски, черные с желтыми пятнами и полосами (рис. 43) .... Семейство **Syrphidae** – мухи-журчалки (с. 235)

121(120). Нет ложной жилки, проходящей между R_5 и M и пересекающей переднюю поперечную жилку *r-m*.

122(125). Ветви жилки M изогнуты вперед и заканчиваются перед вершиной или у вершины крыла. Стилус антенны расширен к вершине или крошечный, почти не виден.

123(124). Ветвей M две или три. Стилус антенны колбовидный или иначе вздут на вершине. Темя углублено между сложными глазами. Крупные мухи с обликом ктырей (Asilidae) .... Семейство **Mydidae** (с. 206)

124(123). Только одна ветвь M. Ячейка *cup* с довольно длинным стебельком (рис. 18, *10*). Стилус антенны крошечный, расположен сбоку 1-го флагелломера (рис. 5, *10*, *11*). Темя не углублено между сложными глазами. Мелкие или средней величины мухи с уплощенным брюшком, передние сегменты брюшка часто белые .... Семейство **Scenopinidae** (с. 228)

125(122). Ветви жилки *M* не изогнуты вперед и впадают в край крыла за вершиной крыла. Стилус антенны не расширен на вершине и не крошечный.

126(129). Жилка R_{4+5} не разветвлена, представлена одним стволом (рис. 21, *3*).

127(128). Ячейка *cup* замкнутая у края крыла. 1-й флагелломер антенны с дорсальной аристой. Голова полукруглая с большими глазами, которые почти соприкасаются над антеннами и тесно сближены под ними .... Семейство **Pipunculidae** (с. 219)

128(127). Ячейка *cup* открытая. 1-й флагелломер антенны утолщен с терминальной (вершинной) аристой. Глаза обычно не сильно сближены под антеннами, выше антенн они соприкасаются или расставлены .. .. Семейство **Mythicomyiidae**, часть (с. 207)

129(126). Жилка R_{4+5} разветвлена, и ветви R_4 и R_5 впадают в край крыла самостоятельно (рис. 18, *5-9*).

130(133). Темя углублено между сложными глазами, глазковый бугорок лежит ниже уровня глаз (рис. 4, *12*). Глаза у обоих полов расставлены. Хоботок сильно склеротизованный, приспособлен для прокалывания.

131(132). Пульвиллы под коготками и крылышко на крыле обычно имеются; по крайней мере, то и другое никогда не отсутствует у одного и того же экземпляра. 2-й тергит брюшка не более чем в 4 раза длиннее своей ширины. Стернит 1-го сегмента брюшка не заходит за край 1-го тергита .... Семейство **Asilidae** – ктыри (с. 151)

132(131). Пульвиллы под коготками и крылышко на крыле отсутствуют. 2-й сегмент брюшка в 5 раз длиннее своей ширины. Стернит 1-го брюшного сегмента или отсутствует или заходит назад за 2-й тергит. 2-й стернит разделен мембранным окошком на 2 склерита .... Семейство **Leptogastridae** (с. 196)

133(130). Темя расположено на одном уровне с глазами. Глазковый бугорок возвышается над уровнем глаз (рис. 4, *13*). У самцов глаза обычно соприкасаются над основаниями антенн.

134(143). Кроме двух основных ячеек, в основании крыла имеется еще замкнутая дискоидальная (*d*) или дискомедиальная (*dm*) ячейка, расположенная более или менее в центре крыла; к передней границе этой ячейки подходит поперечная жилка *r-m* (рис. 19, *1-6*).

135(136). Имеются 5 заднекрайних ячеек. Три жилки, отходящие от дискоидальной ячейки, являются ветвями *M*; жилка CuA_1 отходит от задней основной ячейки .... Семейство **Therevidae** – лжектыри (с. 241)

136(135). Имеются только 4 или 3 заднекрайних ячейки (рис. 19, *1-6*).

137(138). Ячейка *cup* открытая (рис. 19, *1-3*); если она замкнутая, то задний край глаз с выемкой и короткой линией, выходящей из выемки. 8-й сегмент брюшка у самок сильно расширен, образует углубление, так

называемую „песочную камеру”; задний край 9-го тергита брюшка с длинными, утолщенными, изогнутыми щетинками .... Семейство **Bombyliidae** – мухи-жужжала (с. 156)

138(137). Ячейка *cup* замкнутая (рис. 19, *4-6*); задний край глаз ровный, никогда не бывает с выемкой. 8-й сегмент брюшка у самок обычной формы, „песочной камеры” нет. Задний край 9-го тергита брюшка с волосками и обычными щетинками.

139(140). В грудном отделе всегда сильно развиты либо переднегрудь (антепронотум со щетинками либо волосками – Toxophorinae), либо заднегрудь. В последнем случае задние ноги значительно длиннее средних (Systropodinae). Средние и задние тазики расставлены широко. Антенны длинные, в 2-3 раза превышают длину головы, покрыты частично густыми чешуйками. 1- й членик антенн всегда длиннее двух последующих члеников, взятых вместе ..... Семейство **Systropodidae** (с. 236)

140(139). В грудном отделе передне- и заднегрудь обычной формы и размеров. Задние ноги лишь незначительно длиннее средних. Тазики задних и средних ног сближены. Антенны либо равны длине головы, либо незначительно превышают ее. 1-й членик антенн, как правило, короче двух последующих члеников, взятых вместе. Чешуйки на антеннах отсутствуют.

141(142). На крыле имеются 4 заднекрайних ячейки (рис. 19, *5*) .... Семейство **Phthiriidae** (с. 218)

142(141). На крыле имеются 3 заднекрайних ячейки (рис. 19, *4*) .... Семейство **Usiidae** (с. 244)

143(134). В центре крыла нет обособленной дискоидальной ячейки, она слита с задней основной ячейкой. Жилки M_1 и M_2 имеют в основании общий ствол, который длиннее развилка (рис. 17, *2*). Стилус антенны двучленистый (рис. 10, *7*). Маленькие (3-5 мм), с темным телом мухи, редко встречающиеся .... Семейство **Hilarimorphidae** (с. 191)

144(93). Ячейка *cup* короткая, тупая или заостренная на вершине; общий стебель жилок CuA_2 и A_1 после слияния почти равен по длине ячейке, или ячейка *cup* совсем отсутствует (рис. 19, *7-14*; 20).

145(148). Все членики задних лапок в той или иной степени утолщены, расширены и уплощены.

146(147). Имеется передняя (*r-m*) и задняя (*m-cu*) поперечные жилки или обе поперечные жилки отсутствуют. Вилка жилок M_1 и M_2 отсутствует, так как жилки слиты, или, если вилка имеется, то она короткая, и ветви жилки не равны по длине друг другу (рис. 20, *11*) .... Семейство **Platypezidae** – грибные мушки (с. 219)

147(146). Задняя поперечная жилка (*m-cu*) и дискоидальная ячейка всегда отсутствуют. Вилка жилок M_1 и M_2 длинная, и обе жилки M_1 и M_2 равны между собой по длине (рис. 20, *12*, *13*) .... Семейство **Opetiidae** (с. 212)

148(145). Членики задних лапок не отличаются от члеников передних и средних лапок и не утолщены.

149(150). Мелкие горбатые мушки, грудь расположена выше головы (см. сбоку) (рис. 39, *6*, *7*) .... Семейство **Mythicomyiidae**, часть (с. 207)

150(149). Грудь и голова расположены более или менее на одном уровне (см. сбоку).

151(156). Поперечные жилки в вершинной половине крыла отсутствуют, они имеются только в основании крыла (рис. 20, *9*, *10*). В сомнительных случаях жилки передней части крыла более сильно склеротизованы, чем в задней, или крылья заострены на вершине.

152(153). Крылья заострены на вершине, с продольно идущими жилками; костальная жилка обходит все крыло; нет значительных различий в склеротизации жилок передней и задней части крыла (рис. 20, *9*). На жилках, кроме *Sc*, сверху имеются черные щетинки. Мухи с узким телом, коричнево-желтой окраски .... Семейство **Lonchopteridae** – мухи-острокрылки (с. 198)

153(152). Крылья незаостренные, костальная жилка оканчивается в середине среднего края крыла. В передней части крыла жилки утолщенные, на остальной части слабо выражены (рис. 20, *10*). Мухи с горбатым телом.

154(155). Анэпистерн перед основанием крыльев без выступа, заканчивающегося щетинкой. Передние дыхальца груди расположены сбоку, не видны при рассматривании насекомого сверху. Абдоминальные сегменты неуплощенные. Самки обычно окрыленные, иногда бескрылые или с укороченными крыльями .... Семейство **Phoridae** – мухи-горбатки (с. 217)

155(154). Анэпистерн перед основанием крыльев с выступом, заканчивающимся щетинкой (рис. 2, *6*). Передние дыхальца груди сдвинуты дорсально, видны при рассматривании насекомого сверху. У самцов лоб широкий, почти без щетинок (рис. 2, *6*). Абдоминальные сегменты уплощены. Самки бескрылые – см. тезу 359(360) .... Семейство **Aenigmatiidae** (с. 146)

156(151). Поперечная жилка на крыле имеется и в вершинной половине. Крылья незаостренные, и жилки переднего края крыла по степени склеротизации не отличаются резко от жилок задней части крыла.

157(158). Жилка R_{4+5} с развилком; имеются 4 ветви *R*, впадающие в край крыла (рис. 20, *1-4*). Если развилок отсутствует, то костальная жилка крыла обходит все крыло, или простернум большой и слит с эпистерном, а метаплевры обычно со щетинками. 1-й членик антенн со щетинками; по крайней мере, имеются несколько щетинок снизу. Гениталии самца симметричные, не повернуты и со свободными гоноподами . . . . Семейство **Empididae** – мухи-толкунчики (с. 184)

158(157). Жилка R_{4+5} без развилок; имеются всего 3 ветви *R* (рис. 19, *7-14*; 20, *5-8*). 1-й членик антенн очень маленький, всегда без щетинок. Метаплевры всегда голые. Гениталии самцов симметричные и не повернуты, или асимметричные и повернуты; гоноподы всегда соединены дорсально, образуя периандрий.

159(160). Крылья с развитым крылышком (рис. 19, *7*). Задние голени и иногда 1-й членик задней лапки сдавлены с боков и расширены у обоих полов. Гениталии самца симметричные и не повернуты, брюшко самки сильно сужено к вершине . . . . Семейство **Atelestidae** (с. 152)

160(159). Крылья без развитого крылышка. Гениталии самца асимметричные, повернуты направо или подогнуты.

161(162). Основная ячейка крыла относительно большая; ячейка *сир* имеется или отсутствует. Общий ствол *Rs* отходит значительно проксимальнее (ближе к вершине крыла) плечевой поперечной жилки (рис. 19, *9-14*). На передних голенях имеется сенсорный орган. Гениталии самца расположены по продольной оси тела или повернуты . . . . Семейство **Hybotidae** (с. 192)

162(161). Основная ячейка крыла очень мала, ячейка *сир* также мала и закруглена на вершине. Общий ствол *Rs* отходит от *R* напротив плечевой жилки (рис. 19, *8*; 20, *5-8*). Передние голени без сенсорного органа. Гениталии самца подогнуты.

163(164). Имеется дискоидальная ячейка, от нее к краю крыла отходят 3 жилки; жилки M_1 и M_2 отходят самостоятельно (рис. 19, *8*). Костальная жилка обходит все крыло. Тело черное или серое . . . . Семейство **Microphoridae** (с. 202)

164(163). Дискоидальная ячейка отсутствует, слита со 2-й базальной ячейкой. Имеются только 2 ветви *M*; M_2 отсутствует или редко ответвляется от M_1. Костальная жилка доходит только до M_1 (рис. 20, *5-8*). Тело металлически-зеленое или желтое . . . . Семейство **Dolichopodidae** – мухи-зеленушки (с. 182)

165(92). Над основаниями антенн имеется лунка и дуговидный шов, продолжающийся с каждой стороны вниз вдоль краев глаз (рис. 7, *4*). Жилка CuA_2 обычно короткая и соединяется с *A* вблизи основания

крыла. Только в роде *Sepedon* Latreille (Sciomyzidae) шов птилинума отсутствует; мухи с удлиненным черным телом длиной 6-10 мм; 2-й сегмент антенны длиннее 1-го флагелломера, который несет дорсальную аристу.

166(169). Тело кожистое, уплощенное, брюшко мембранозное. Средние и задние тазики широко расставлены (см. снизу). Антенны погружены во впадины головы. Коготки на лапках большие, иногда с 1-2 крупными дополнительными зубцами.

167(168). Сложные глаза относительно большие, овальные, состоят примерно из 100 фасеток. Жилки в передней части крыла более толстые, в задней части слабее выражены (рис. 27, *7-9*). Коготки с дополнительными зубцами. Эктопаразиты разных млекопитающих и птиц . . .. Семейство **Hippoboscidae** – мухи-кровососки (с. 192)

168(167). Сложные глаза маленькие, круглые, состоят не более чем из 40 фасеток или отсутствуют. Жилки передней и задней частей крыла не отличаются по толщине (рис. 27, *10*). Коготки на лапах простые. Эктопаразиты летучих мышей .... Семейство **Streblidae** (с. 234)

169(166). Тело не уплощено сильно и не кожистое. Тазики средних и задних ног не расставлены широко. Коготки на лапках всегда простые. Антенны не погружены сильно во впадины головы, но антеннальные ямки иногда имеются.

170(175). Хоботок не развит, сохраняются лишь рудименты ротовых частей, и ротовая впадина редуцирована (рис. 6, *15*, *16*; 8, *7*). Довольно крупные мухи (9-25 мм), тело голое или в длинных волосках, но крепкие щетинки на теле отсутствуют (рис. 50).

171(172). Жилка M_{1+2} прямая (рис. 50, *1*, *2*) .... Семейство **Gasterophilidae** – желудочные овода (с. 188)

172(171). Жилка M_{1+2} изогнута под прямым углом, направлена вперед и иногда соединяется с жилкой R_{4+5}, образуя замкнутую ячейку r_5 (рис. 27, *3*, *4*; 50, *3-11*).

173(174). Лицо под антеннами в середине сужено. Яйцеклад короткий, не выступающий .... Семейство **Oestridae** – носоглоточные овода (с. 211)

174(173). Лицо под антеннами не сужено, его высота лишь немного превосходит ширину (рис. 6, *15*, *16*). Яйцеклад длинный, телескопически втяжной .... Семейство **Hypodermatidae** – подкожные овода (с. 194)

175(170). Хоботок развит, торчащий склеротизованный (рис. 5, *14*) или мягкий, втягивающийся в ротовую полость. На груди могут быть крепкие щетинки.

176(177). Задняя кубитальная ячейка (*cup*) длинная, доходит почти до края крыла и длиннее ячейки *bm* (рис. 21, *4*). Хоботок обычно длинный и тонкий, выдается вперед или в покое сложен вдвое (рис. 5, *14*). Имеется на крыле поперечная жилка (*sc-r*), соединяющая субкостальную и радиальные жилки. 2-й членик антенн удлиненный, ариста иногда вершинная (у видов с коротким хоботком) .... Семейство **Conopidae** – мухи-большеголовки (с. 172)

177(176). Ячейка *cup* короткая, не достигает края крыла или отсутствует. Нет поперечной жилки *sc-r* (рис. 21, *5-15*).

178(193). 2-й членик антенн дорсально со швом (рис. 10, *30*). На среднеспинке впереди от основания крыльев имеется поперечный шов, закрыловые бугорки хорошо выражены (рис. 2, *3*). Если шов на среднеспинке плохо заметен и прерван, то задняя поверхность головы за щеками в светлых волосках. Ниже основания крыльев имеется характерное шаровидное вздутие. Обычно имеются крепкие вибриссальные щетинки на переднем крае щеки (рис. 6, *11-14*).

179(186). Над тазиками задних ног, ниже заднегрудного дыхальца, имеется ряд крепких щетинок (см. сбоку) (рис. 3, *5*).

180(181). Под щитком имеется развитый субскутеллум в виде выпуклого валика, лишенного волосков и щетинок (см. сбоку) (рис. 3, *5*). Тело обычно с многочисленными крепкими щетинками. Все стерниты брюшка прикрыты краями соответствующих тергитов (см. снизу) или (Phasiinae) стерниты и тергиты разделены мембраной, но никогда края стернитов в основании брюшка не заходят на тергит .... Семейство **Tachinidae** – тахины, или ежемухи (с. 237)

181(180). Под щитком нет развитого выпуклого субскутеллума. По крайней мере, 2-й стернит брюшка заходит на края тергита.

182(183). Брюшко и обычно грудь металлически-зеленые или синие, или грудь черная, покрыта ярко-желтыми золотистыми или коричневыми волосками. У старых экземпляров эти волоски частично стираются, но сохраняются на отдельных частях груди, на плеврах под крыльями ... . Семейство **Calliphoridae** – зеленые мясные мухи (с. 158)

183(182). Брюшко серое, коричневое или черное, иногда блестящее с шашечным рисунком, но не металлически-зеленое или синее (рис. 48). Грудь не бывает покрыта светлыми волосками.

184(185). Внутренний край нижней (грудной) закрыловой чешуйки идет вдоль края щитка вблизи от него и образует угол со своим задним краем, чешуйка широкая. Изгиб жилки M_{1+2} угловидный (рис. 48, *4-11*) .... Семейство **Sarcophagidae** – серые мясные мухи (с. 225)

185(184). Внутренний край нижней (грудной) закрыловой чешуйки удален от края щитка, вершина чешуйки закруглена, сама чешуйка более узкая. Изгиб жилки M_{1+2} дуговидный, без резкого изгиба (рис. 27, *15*) . ... Семейство **Rhinophoridae** (с. 224)

186(179). Над задними тазиками под заднегрудным дыхальцем нет крепких щетинок, иногда бывают только отдельные тонкие волоски. Жилка M_{1+2} обычно прямая, не изогнутая.

187(188). Нижняя (грудная) закрыловая чешуйка не развита, представлена в виде узкой складки (рис. 27, *17*). Дорсальная поверхность голеней с беспорядочно расположенными волосками. Равномерно выпуклая задняя поверхность головы за щеками с беловатыми волосками .... Семейство **Scathophagidae** (с. 227)

188(187). Нижняя (грудная) чешуйка развита и обычно выступает из-под верхней крыловой чешуйки (рис. 27, *16*). Если нижняя чешуйка небольшая, то или дорсальная поверхность голеней с 2 правильными рядами черных щетинок, идущих по двум продольным ребрам, или задняя поверхность головы за щеками с черными волосками.

189(190). Жилка A_1 доходит до края крыла, хотя бы в виде складки (рис. 27, *1*, *2*). Если A_1 заканчивается перед краем крыла, то лоб с парой интерфронтальных перекрещивающихся щетинок и щиток с тонкими светлыми волосками снизу в вершинной части .... Семейство **Anthomyiidae** – цветочные мухи (с. 148)

190(189). Жилка A_1 не доходит до края крыла (рис. 27, *5*). Если доходит, то не бывает у самок перекрещивающихся интерфронтальных щетинок на голове и волосков на вентральной стороне щитка.

191(192). Жилка A_2 изогнута и ее вершинная часть направлена вперед к A_1. Изгиб субкостальной (*Sc*) жилки расположен около ее середины, а вершинная часть направлена прямо к костальной жилке (рис. 46, *2*). Задние голени, кроме преапикальной дорсальной щетинки, всегда еще с крепкой щетинкой вблизи середины дорсальной поверхности . ... Семейство **Fanniidae** (с. 187)

192(191). Жилка A_2 без сильного изгиба, и ее вершина не приближена к A_1. Изгиб жилки *Sc* по направлению к костальной жилке расположен в вершинной трети *Sc* (рис. 27, *5*). Задние голени обычно без крепкой щетинки вблизи середины дорсальной поверхности, хотя подобная щетинка имеется иногда на заднедорсальной поверхности голени .... Семейство **Muscidae** – настоящие мухи (с. 203)

193(178). 2-й членик антенн дорсально без шва. Поперечный шов на среднеспинке, чуть впереди основания крыльев, прерванный посередине

(рис. 2, *4*). Под основаниями крыльев обычно нет шаровидного вздутия. Если такое вздутие имеется (Tephritidae, Psilidae, Periscelididae), то вибрисса отсутствует.

194(195). Простые глазки на темени отсутствуют. Яйцеклад крупный, расширен дорсовентрально . . . . Семейство **Pyrgotidae** (с. 223)

195(194). Простые глазки на темени, обычно в числе 3, имеются.

196(197). Первый членик задних лапок короткий и сильно расширен (рис. 45, *14*). Часто ветви жилки *M* позади задней поперечной жилки не выражены (рис. 24, *12*, *13*) . . . . Семейство **Sphaeroceridae** (с. 232)

197(196). Первый членик задних лапок не укорочен и не расширен; иногда он может быть с большим количеством щетинок, но обычно не отличается по строению от первых члеников лапок передних и средних ног.

198(199). Ариста отсутствует, имеется лишь ее рудимент в виде крошечного выступа на крупном 1-м флагелломере антенн, который направлен вниз (рис. 5, *15*; 10, *28*). Сложные глаза занимают почти всю боковую поверхность головы. Щиток большой. Анальная жилка и ячейка cup_2 имеются (рис. 24, *11*) . . . . Семейство **Cryptochetidae** (с. 174)

199(198). Ариста, щетинковидный придаток, на 1-м флагелломере имеется.

200(201). Глаза широко расставлены и расположены как бы на небольших выступах головы (рис. 5, *16*; 44, *12*, *13*). Антенны также широко расставлены, приближены к краю глаз. Передние бедра утолщены и снизу с шипами . . . . Семейство **Diopsidae** (с. 179)

201(200). Глаза не расположены на выступах головы, антенны не расставлены широко.

202(273). Субкостальная жилка (*Sc*) развита как четкая жилка, не как складка; она почти такой же толщины, как R_1, и не сближена с R_1. Жилка *Sc* прослеживается до впадения в костальную жилку, не сливается на вершине с R_1, который обычно оканчивается вблизи середины крыла (рис. 21, *6*, *7*, *12*; 22, *1-6*). Ячейки cup_2 и анальная жилка обычно имеются.

203(212). Тело удлиненное, ноги длинные, ходулеобразные, особенно задние. Жилки R_{4+5} и M_{1+2} сближены или сливаются у края крыла. Голени без предвершинных торчащих щетинок.

204(205). Оцеллярные щетинки имеются (см. рис. 7, *1*). Глаза большие, их высота превышает длину; у самцов они более сближены, чем у самок. Костальная жилка утончается и плохо видна перед местом впадения *Sc*. R_1 со щетинками сверху. Катэпистерн равномерно опушен, нет выделяющихся по размеру волосков и щетинок . . . . Семейство **Tanypezidae** (с. 239)

205(204). Оцеллярные щетинки отсутствуют. Глаза не очень большие, у самцов и самок расставленные на одинаковое расстояние. R_1 сверху без щетинок. На катэпистерне 1 или несколько более крупных щетинок выделяются среди остальных волосков.

206(207). Ариста апикальная или субапикальная. Внутренняя сторона 2-го членика антенн с пальцевидным выростом, входящим в 1-й флагелломер. Тело и голова удлиненные . . . . Семейство **Neriidae** (с. 208)

207(206). Ариста отходит от дорсальной поверхности 1-го флагелломера в его основании (рис. 10, *29-33*).

208(211). Имеется основная поперечная жилка (*m-cu*), поэтому базальная и дискомедиальная ячейки разделены (рис. 21, *10-12*). На лбу имеются 2-3 орбитальные щетинки (см. рис. 7, *1*).

209(210). Средние и задние голени на нижней и задней стороне по всей длине с короткими щетинками. Постоцеллярные щетинки имеются (рис. 7, *1*) . . . . Семейство **Taeniapteridae** (с. 238)

210(209). Средние и задние голени равномерно опушены, но без выделяющихся щетинок. Постоцеллярные щетинки отсутствуют . . . . Семейство **Calobatidae** (с. 159)

211(208). Основная поперечная жилка отсутствует, и задняя базальная и дискоидальная ячейки слиты (рис. 21, *9*). Орбитальные щетинки на лбу отсутствуют (рис. 6, *1*) . . . . Семейство **Micropezidae** (с. 200)

212(203). Тело обычно коренастое, ноги не удлинены и не ходулеобразные. В сомнительных случаях задние бедра утолщены и с 2 рядами шипов по нижнему краю. Жилки R_{4+5} и M_{1+2} не сближены и не сливаются на вершине, параллельные или расходящиеся.

213(230). Постоцеллярные щетинки направлены друг к другу, иногда перекрещивающиеся (см. рис. 7, *1*).

214(221). На костальной жилке, кроме мелких волосков, имеются более толстые и длинные шиповидные щетинки. Они отличаются от волосков по длине и толщине (рис. 24, *4*).

215(216). Поперечная жилка в основании крыла отсутствует, и задняя базальная (*bm*) и дискомедиальная (*dm*) ячейки слиты. Щиток сильно выпуклый, под щитком имеется субскутеллум как выпуклый валик. Костальная жилка с 2 перерывами у плечевой жилки и у места впадения *Sc*. Ариста с длинными лучами сверху и снизу . . . . . . Семейство **Curtonotidae** (с. 176)

216(215). В основании крыла имеется поперечная жилка, которая обособляет заднюю основную (*bm*) и дискомедиальную (*dm*) ячейки. Под щитком нет субскутеллума. Костальная жилка с одним перерывом у впадения *Sc*. Ариста различного строения.

217(220). Оцеллярные щетинки отходят позади переднего глазка в пределах глазкового бугорка (см. рис. 7, *5*, *7*, *8-11*).

218(219). Субкостальная жилка (*Sc*) не приближена к R_1 (рис. 24, *4*). Анальная жилка достигает края крыла. Орбитальных щетинок 1 или 2 с каждой стороны. Тело желтое или серое, крылья иногда с небольшими темными пятнами, особенно на поперечных жилках .... Семейство **Heleomyzidae**, часть (с. 190)

219(218). Субкостальная жилка (*Sc*) приближена к R_1, анальная жилка не достигает края крыла. Орбитальных щетинок 3 (редко 4) с каждой стороны. Между поспронотум впереди от дорсоцентральных щетинок и перпендикулярно к ним расположены 2 ряда по 1-3 длинные щетинки в каждом. Тело темное, только голова и ноги частично желтые .... Семейство **Pseudopomyzidae**, часть (с. 221)

220(217). Оцеллярные щетинки отходят вне глазкового бугорка, впереди от переднего глазка или по сторонам от него. Оцеллярные щетинки такой же длины, как и орбитальные; между задними и передним глазком могут располагаться значительно более мелкие волоски .... Семейство **Trixoscelididae** (с. 243)

221(214). На костальной жилке нет толстых шиповидных щетинок, стоящих среди обычных мелких волосков. Анальная жилка часто не достигает края крыла; если она доходит до края крыла, то тело уплощенное.

222(225). На голенях всех ног имеется торчащая преапикальная дорсальная щетинка. Иногда эта щетинка скрыта среди густых волосков, покрывающих голень; в этих случаях последний членик лапок расширен и уплощен.

223(224). Анальная жилка доходит до края крыла (рис. 22, *13*). Последний членик лапок расширен и уплощен. Бедра и голени в щетинках и волосках. На лбу имеются 3 орбитальные щетинки, направленные назад (рис. 6, *10*). Ячейка *cup* замкнута косо идущей жилкой, образующей острый угол с анальной жилкой .... Семейство **Coelopidae** (с. 171)

224(223). Анальная жилка не доходит до края крыла даже в виде складки (рис. 23, *4*). Последний членик лапок не расширен и не уплощен. Бедра и голени в довольно редких волосках. Ячейка *cup* замкнута выпуклой жилкой, не образующей острого угла с анальной жилкой .... Семейство **Lauxaniidae** (с. 195)

225(222). Голени без преапикальной дорсальной торчащей щетинки.

226(227). Щетинки на краю рта (вибриссы и субвибриссы) отсутствуют. Костальная жилка без перерывов (рис. 23, *5*). Орбитальные щетинки,

если имеются, направлены назад. Тело серое, в серебристо-сером опылении . . . . Семейство **Chamaemyiidae** – мухи-серебрянки (с. 164)

227(226). На краю рта имеются вибриссы или субвибриссальные щетинки (см. рис. 7, *1*). Костальная жилка с перерывом у впадения *Sc*.

228(229). Имеется проплевральная щетинка над передними тазиками. На лбу только 2 орбитальные щетинки, направленные назад и наружу. Теменные пластинки не доходят до переднего края лба. Анальная жилка доходит до края крыла. Тело черное 3-4 мм . . . . Семейство **Heleomyzidae**, часть (*Borboropsis* Czerny и *Nidomyia* L. Papp) (с. 190)

229(228). Проплевральная щетинка над передними тазиками отсутствует. На лбу 3 орбитальные щетинки: две задние направлены назад, а передняя внутрь. Теменные пластинки доходят до переднего края лба. Анальная жилка не доходит до края крыла . . . . Семейство **Chyromyidae** (с. 170)

Если только 2 орбитальные щетинки и передняя короче задней и наклонена наружу, глазковый треугольник большой и передний глазок расположен посередине длины лба, то семейство **Chiropteromyzidae** (с. 168)

230(213). Постоцеллярные щетинки расходящиеся, параллельные или отсутствуют.

231(232). Бедра задних ног утолщены и снизу с 2 рядами шиповидных щетинок. Ячейка *cup* довольно длинная, параллельносторонняя (рис. 21, *5*). Оцеллярные и постоцеллярные щетинки отсутствуют. Довольно крупные мухи (6-12 мм) с удлиненным телом . . . . Семейство **Megamerinidae** (с. 200)

232(231). Задние бедра без 2 рядов шиповидных щетинок. Ячейка *cup* более короткая или отсутствует.

233(234). На заднем крае дыхалец заднегруди имеется 1 или несколько близко стоящих тонких щетинок. Брюшко сужено в основании, и мухи похожи на крылатых муравьев. Ноги самцов часто с различными шипами и выростами. Крылья часто с темным вершинным пятном (рис. 44, *6*) . . . . Семейство **Sepsidae** – мухи-муравевидки (с. 231)

234(233). На заднем крае дыхалец заднегруди нет тонких щетинок. Брюшко не сужено в основании, мухи не напоминают крылатых муравьев.

235(236). Поперечная жилка в основании крыла, разделяющая заднюю основную и дискомедиальную ячейки, отсутствует; ячейки слиты. Передняя поперечная жилка (*r-m*) расположена в основной трети дискомедиальной ячейки. Костальная жилка утоньшена у плечевой жил-

ки и с перерывом у места впадения *Sc* (рис. 24, *9*). Оцеллярные и постоцеллярные щетинки отсутствуют .... Семейство **Aulacigastridae**, часть (с. 154)

236(235). Поперечная жилка в основании крыла имеется, и задняя основная и дискомедиальная ячейки обособлены (рис. 23, *1-3*; 24, *5*).

237(248). Голени (по крайней мере, средние) с преапикальной дорсальной торчащей щетинкой, и иногда таких щетинок две. Если такая щетинка отсутствует, то 2-й членик антенн с выступом, входящим в 1-й флагелломер (см. снаружи).

238(239). 2-й членик антенн с выступом, входящим в 1-й флагелломер (см. снаружи). Вибриссальная щетинка на краю рта имеется. Костальная жилка обычно с перерывом или утоньшена у впадения *Sc*. Брюшко дорсовентрально уплощено .... Семейство **Clusiidae** (с. 171)

239(238). 2-й членик антенн без выступа, входящего в 1-й флагелломер. Вибриссальная щетинка отсутствует. Костальная жилка цельная, без перерывов или утоньшений. Брюшко не уплощено дорсовентрально.

240(243). Имеется прекоксальный мост, т.е. простернум и проплевры слиты впереди передних тазиков (см. снизу) (рис. 3, *6*). Бедра ног без сильно развитых щетинок.

241(242). Только по 2 фронтоорбитальные щетинки с каждой стороны лба. Прекоксальный мост широкий, хорошо склеротизован; простернум со щетинками. Средний ряд акростихальных щетинок на среднеспинке не развит. У самцов первый членик передних лапок на вершине вентрально с отростком в форме ногтя большого пальца. У самок на 2-4 тергитах брюшка по 1 крупной щетинке вблизи латерального края .... Семейство **Helcomyzidae** (с. 190)

242(241). По 3 фронтоорбитальных щетинки с каждой стороны лба (рис. 7, *5*). Прекоксальный мост узкий, простернум голый. По средней линии среднеспинки имеется ряд коротких акростихальных щетинок (см. рис. 2, *7*). У самцов первый членик передних лапок на вершине без отростка. Абдоминальные тергиты самок без краевых латеральных щетинок .... Семейство **Heterocheilidae** (с. 191)

243(240). Прекоксальный мост не развит, т.е. простернум и проплевры перед передними тазиками не слиты (рис. 3, *7*). Если прекоксальный мост имеется, то бедра всех ног – с хорошо развитыми щетинками, а бедра средних ног – с характерными щетинками на передней поверхности у середины.

244(245). Имеется большой клипеус (прелябрум), более или менее сильно выступающий из-под нижнего края лица (рис. 6, *6*). 2-й членик антенн

всегда короткий. Щетинки на бедрах обычно не развиты, но волоски имеются . . . . Семейство **Dryomyzidae** (с. 183)

245(244). Клипеус незначительной величины, не выступает из-под нижнего края лица. 2-й членик антенн обычно удлиненный. Бедра с хорошо развитыми щетинками на передней поверхности у середины.

246(247). Средние и задние голени со щетинками в переднедорсальном и заднедорсальном рядах . . . . Семейство **Phaeomyiidae** (с. 216)

247(246). Средние и задние голени только в волосках без щетинок . . . . Семейство **Sciomyzidae** – мухи-моллюскоедки (с. 230)

248(237). Голени без преапикальной торчащей дорсальной щетинки.

249(260). Жилка R_1 и иногда R_{4+5} со щетинками или волосками сверху.

250(251). На каждой стороне лба по 3 орбитальные щетинки; они направлены наружу и назад, но не внутрь. Глаза в волосках. Костальная жилка с перерывом у плечевой жилки (рис. 24, *5*). Крылья всегда без рисунка . . . . Семейство **Acartophthalmidae** (с. 144)

251(250). На каждой стороне лба только по 1 или по 2 орбитальные щетинки.

252(253). На катэпистерне имеются 4-5 крепких щетинок. Вибриссальная щетинка имеется. Яйцеклад мягкий втяжной; тергиты и стерниты образующих его сегментов не слиты, слабо склеротизованы. Крылья с темными пятнами по верхнему краю и на поперечных жилках . . . . Семейство **Neottiophilidae** (с. 208)

253(252). На катэпистерне только 1-2 крепких щетинки, или они отсутствуют. Вибриссальные щетинки отсутствуют. У самок 7-й тергит и стернит брюшка слиты, и образуют невтяжные ножны яйцеклада в виде трубки; церки у самок слиты друг с другом. Крылья часто с рисунком.

254(259). Жилка, ограничивающая ячейку *cup* снаружи, прямая или выпуклая, но не *S*-образная, никогда не образует выступа вдоль анальной жилки (рис. 21, *13*). Проплевральные щетинки и крепкие щетинки на катэпистерне имеются или отсутствуют.

255(258). Антенны не погружены в антеннальные ямки. Жилка R_1 покрыта щетинками лишь в вершинной половине.

256(257). Голова поперечная. Эдеагус голый . . . . Семейство **Ulidiidae**, часть (*Homalocephala* Zetterstedt) (с. 243)

257(256). Голова вертикально вытянутая. Эдеагус в шипах . . . . Семейство **Otitidae**, часть (с. 212)

258(255). Антенны погружены в антеннальные ямки. Высота головы не превышает ее ширину. Жилка R_1 покрыта щетинками от плечевой жилки до вершины (рис. 22, *1*). Крылья с рисунком. Лабеллы хоботка очень крупные . . . . Семейство **Platystomatidae** (с. 220)

259(254). Жилка, ограничивающая ячейку *cup* снаружи, с выступом по анальной жилке или хотя бы *S*-образно изогнута (рис. 21, *14*, *15*). Проплевральные щетинки почти всегда и щетинки на катэпистерне всегда имеются. Жилка R_5 оканчивается у вершины крыла (рис. 22, *2*) . . . . Семейство **Otitidae**, часть (с. 212)

260(249). Жилки R_1 и R_{4+5} без щетинок сверху.

261(266). Костальная жилка без перерывов или перетяжки у места впадения *Sc* или у плечевой жилки.

262(263). Длины отрезков костальной жилки от плечевой жилки до впадения *Sc* и от впадения *Sc* до впадения R_1 равны. Субкостальная ячейка затемнена, остальная часть крыла прозрачная (рис. 23, *6*) . . . . Семейство **Cremifaniidae** (с. 174)

263(262). Отрезок костальной жилки от плечевой жилки до впадения *Sc* длиннее отрезка от впадения *Sc* до R_1. Рисунок на крыле другой, или крылья прозрачные.

264(265). Имеются 2 щетинки на катэпистерне, анэпимер отсутствует. Антенны погружены в антеннальные ямки. Лоб длиннее своей ширины. Жилки R_{4+5} и M_{1+2} к вершине крыла сходящиеся (рис. 22, *2*) . . . . Семейство **Otitidae**, часть (*Seioptera* Kirby) (с. 212)

265(264). Имеется 1 щетинка на катэпистерне. Анэпимер развит. Если антенны погружены в антеннальные ямки, то длина лба не превышает его ширину. Если длина лба превышает его ширину, то антенны свободные, и антеннальные ямки не выражены . . . . Семейство **Ulidiidae**, часть (с. 243)

266(261). Костальная жилка с перерывом у впадения *Sc* и иногда еще с перерывом у плечевой жилки.

267(268). Антенны в глубоких ямках, затылок выпуклый, лицо вогнутое. Глаза маленькие, округлые (рис. 6, *2*). Грудь уплощена; щиток у самцов длинный, уплощенный, трапециевидно вытянут, с 2 вершинными выростами, несущими длинные щетинки. На краю щеки имеются 2 виброссоподобные щетинки. Ариста голая . . . . Семейство **Thyreophoridae** (с. 242)

268(267). Мухи другого облика: затылок плоский или вогнутый, лицо без глубоких антеннальных ямок. Грудь не уплощена, щиток не удлинен. Ариста от голой до опушенной. Яйцеклад прокалывающий.

269(272). На краю рта имеются вибриссы или вибриссоподобные щетинки.

270(271). Постоцеллярные щетинки параллельные или слабо расходящиеся; их основания расположены близко друг от друга. Глаза большие, вертикально вытянуты; щеки узкие. На краю рта несколько более или менее равных по длине щетинок – ложные вибриссы. На груди 2 пары

предщитковых дорсоцентральных щетинок. Лоб у самцов более узкий, чем у самок. Жужжальца всегда черные .... Семейство **Lonchaeidae** (с. 198)

271(270). Постоцеллярные щетинки ясно расходящиеся. Глаза округлые. На углу рта 1 или 2 вибриссы, заметно выделяющиеся по длине среди других волосков и щетинок, или иногда „борода" из длинных щетинок (рис. 44, *4*, *5*). На груди только пара предщитковых дорсоцентральных щетинок. Лоб у самцов и самок одинаковой ширины, почти квадратный .... Семейство **Piophilidae** (с. 218)

272(269). Вибриссы или вибриссоподобные щетинки на краю рта отсутствуют. На груди имеются 4-6 пар дорсоцентральных щетинок. Крылья с темными пятнами (рис. 23, *11*) .... Семейство **Pallopteridae** (с. 214)

273(202). Субкостальная жилка (*Sc*) совсем отсутствует или видна как четкая жилка только в ее основании. Ее вершинная часть может прослеживаться как складка. Иногда на всем протяжении до впадения в костальную *Sc* очень тонкая, значительно тоньше R_1; иногда *Sc* вливается в R_1. R_1 обычно заканчивается, не достигая середины длины крыла. Анальная жилка и ячейка *cup* развиты или отсутствуют (рис. 24, *6-10*; 25, *1-11*).

274(275). Глазковый бугорок расположен посередине длины лба, глазковые щетинки отсутствуют. Внутренние теменные щетинки далеко отстоят от наружных и придвинуты к средней линии затылка (рис. 6, *9*). Костальная жилка с перерывом у R_1 .... Семейство **Stenomicridae** (с. 233)

275(274). Глазковый бугорок расположен у заднего края лба, глазковые щетинки обычно имеются. Если глазковый бугорок несколько сдвинут вперед, то глазковые щетинки всегда имеются, направлены вперед . Внутренние теменные щетинки расположены вблизи от наружных, не приближены к средней линии затылка.

276(311). Замкнутая ячейка *cup* в основании крыла, хотя бы маленькая, имеется. Анальная жилка отсутствует или имеется, доходит или не доходит до края крыла. Базальная поперечная жилка обычно имеется, и задняя основная и дискомедиальная ячейки разделены (рис. 22, *7-12*; 24, *1*, *4-9*).

277(278). Жилка *Sc* резко обрывается, и в этом месте ее ослабленная вершинная часть под углом 90° поворачивает к переднему краю крыла, к месту перерыва костальной жилки (рис. 22, *7*). Крылья часто с темными пятнами, образующими связный рисунок (рис. 22, *8-12*; 46, *8*, *9*). В передней части лба фронтальные щетинки направлены к средней линии. Анэпимер всегда со щетинками и волосками. Самки со склеротизованным яйцекладом .... Семейство **Tephritidae** – мухи-пестрокрылки (с. 239)

278(277). Жилка *Sc* без поворота под углом 90° в ее вершинной части. Остальные признаки не встречаются совместно.

279(286). Голени с предвершинной дорсальной торчащей щетинкой. Если эта щетинка плохо заметна, то на лбу, кроме направленных назад орбитальных щетинок, имеется 1 направленная вперед орбитальная щетинка.

280(281). На лбу имеются 2 верхние орбитальные щетинки, направленные назад, и 1 нижняя, направленная к средней линии и расположенная у самого переднего края лба; вперед направленные орбитальные щетинки отсутствуют . Постоцеллярные щетинки расходящиеся (рис. 7, *б*). Ариста коротко опушенная .... Семейство **Odiniidae** (с. 211)

281(280). На лбу имеются 1-2 верхние, направленные назад орбитальные щетинки и 1 направленная вперед орбитальная щетинка, стоящая в середине лба; в передней части лба нет орбитальных щетинок, направленных к средней линии лба. Постоцеллярные щетинки сходящиеся и перекрещивающиеся. Ариста обычно с длинными лучами.

282(285). Направленная вперед орбитальная щетинка отходит ближе к краю сложного глаза, чем направленные назад орбитальные щетинки. На костальной жилке, кроме мелких волосков, имеются мелкие торчащие шипики.

283(284). 1-й флагелломер увеличен и в 2 раза длиннее своей ширины. Ариста коротко опушенная. Анэпимер без волосков и щетинок. Предвершинная щетинка на голенях слабая .... Семейство **Campichoetidae** (с. 160)

284(283). 1-й флагелломер не длиннее в 2 раза своей ширины. Ариста с длинными лучами. Анэпимер в волосках и по заднему краю со щетинками. Предвершинная щетинка на голенях хорошо развита .... Семейство **Diastatidae** (с. 179)

285(282). Направленная вперед орбитальная щетинка не отходит ближе к краю сложного глаза, чем направленные назад орбитальные щетинки. Костальная жилка без мелких шиповидных щетинок, только в мелких волосках. Ариста с длинными лучами .... Семейство **Drosophilidae** – плодовые мушки (с. 182)

286(279). Голени без преапикальной дорсальной торчащей щетинки.

287(294). В передней части лба, у края сложных глаз, имеются 1-2 нижние орбитальные щетинки, наклоненные внутрь, к средней линии лба. Не путать их с лобными волосками на срединной лобной полосе, а не у края сложных глаз, и с орбитальными мелкими волосками, расположенными вдоль края глаз, наряду со щетинками.

288(291). В средней части лба одна из орбитальных щетинок наклонена вперед, иногда с легким отклонением наружу (рис. 7, *8*, *9*).

289(290). Крыло в месте перерыва костальной жилки у впадения R_1 с глубокой вырезкой (рис. 25, *2*). Если вырезки нет, то постоцеллярные щетинки сходящиеся и перекрещивающиеся, а вибрисса более мощная, чем перистомальные волоски (рис. 7, *8*) . . . . Семейство **Milichiidae** (с. 202)

290(289). Крыло в месте перерыва костальной жилки у R_1 без вырезки; постоцеллярные щетинки параллельные или расходящиеся; вибрисса и парастомальные волоски одинаковые по размеру (рис. 7, *9*) . . . . Семейство **Carnidae**, часть (*Hemeromyia* Coquillett) (с. 160)

291(288). В средней части лба нет орбитальной щетинки, направленной вперед; все орбитальные щетинки направлены назад и наружу.

292(293). Костальная жилка только с одним перерывом, у места впадения R_1; нет перерыва у плечевой жилки. Жилка M_1 доходит до края крыла, анальная жилка имеется, хотя бы в виде складки (рис. 24, *1-3*). Постоцеллярные щетинки расходящиеся, редко отсутствуют. Вдоль края глаз, кроме орбитальных щетинок, имеются короткие орбитальные волоски. У самок 7-й сегмент брюшка образует конический яйцеклад . . . . Семейство **Agromyzidae** – минирующие мухи (с. 146)

293(292). Костальная жилка с 2 перерывами: один у впадения жилки R_1, другой у плечевой жилки. Жилка M_1 хорошо видна только в основании, далее переходит в складку; анальная жилка отсутствует; ячейка *cup* очень маленькая, заостренная на вершине. Постоцеллярные щетинки отсутствуют, но позади простых глазков имеются тонкие наклоненные волоски . . . . Семейство **Xenasteiidae** (с. 244)

294(287). В передней части лба у края сложных глаз нет нижних орбитальных щетинок, наклоненных внутрь. Если перекрещивающиеся щетинки имеются, то они стоят на лобной полосе, а не у края сложных глаз, т.е. место их отхождения ближе к средней линии лба, чем у остальных орбитальных щетинок.

295(298). Постоцеллярные щетинки направлены друг к другу. Задняя поперечная жилка не сдвинута к основанию крыла и не приближена к *r-m*.

296(297). В предшовной части среднеспинки нет крепких дорсоцентральных щетинок, а позади шва 2 пары дорсоцентральных щетинок. На лбу орбитальные щетинки наклонены назад. Тело обычно удлиненное . . . . Семейство **Anthomyzidae** (с. 150)

297(296). В предшовной части среднеспинки имеется 1 пара, позади шва – 3 пары дорсоцентральных щетинок. На лбу все орбитальные щетинки

(или только передняя из них) наклонены наружу, а задняя назад. Лобная полоска часто с перекрещивающимися щетинками в передней части лба, вдоль средней линии (рис. 6, *3*). Щеки обычно широкие . . . . Семейство **Tethinidae** (с. 240)

298(295). Постоцеллярные щетинки расходящиеся или отсутствуют. Если эти щетинки слегка сходящиеся, то задняя поперечная жилка сдвинута к основанию крыла и расположена вблизи *r-m*.

299(300). На лбу вдоль края сложных глаз 3-5 орбитальных щетинок, наклоненных наружу. Лицо сильно выпуклое, ротовое отверстие большое . . . . Семейство **Canacidae** (с. 160)

300(299). На лбу вдоль края глаз не более 2-3 орбитальных щетинок с каждой стороны в задней части лба. Они направлены назад или вперед; если наружу, то лицо сильно скошено назад.

301(304). Вибриссальные щетинки на краю рта отсутствуют. Лицо обычно скошено назад. 1-й флагелломер обычно длиннее своей ширины.

302(303). Нотоплевры с 2 щетинками. Анэпистерн, кроме тонких волосков, несет 1 торчащую щетинку. Передний глазок расположен посередине длины лба (рис. 7, *10*) . . . . Семейство **Strongylophthalmyidae** (с. 235)

303(302). Нотоплевры с 1 щетинкой. Анэпистерн только в тонких волосках, без торчащей щетинки. Передний глазок расположен в задней трети лба . . . . Семейство **Psilidae** (с. 221)

304(301). Вибрисса или вибриссоподобные щетинки имеются. Лицо не скошено сильно назад. 1-й флагелломер антенн более или менее округлый.

305(310). Только 1 орбитальная щетинка с каждой стороны лба, наклоненная назад.

306(307). Костальная жилка цельная, без перерывов. Глазковые щетинки отходят не между глазками, но вблизи границ глазкового бугорка. 1-й флагелломер антенн расположен под прямым углом ко 2-му членику. Голени со светлыми и темными перевязями . . . . . Семейство **Periscelididae** (с. 216)

307(306). Костальная жилка с перерывом перед местом впадения R_1. Глазковые щетинки отходят между глазками. 1-й флагелломер антенн расположен в одну линию со 2-м члеником.

308(309). Задняя поперечная жилка сдвинута к основанию крыла и сближена с передней поперечной жилкой; крылья прозрачные, без темных пятен (рис. 26, *12*). Мухи с удлиненным телом . . . . Семейство **Teratomyzidae** (с. 240)

309(308). Задняя поперечная жилка расположена вблизи края крыла, не сдвинута к его основанию; крылья часто с темными пятнами (рис. 24, *8*; 26, *13*, *14*). Постоцеллярные щетинки обычно отсутствуют . . . . Семейство **Opomyzidae** (с. 212)

310(305). С каждой стороны лба по 2 орбитальные щетинки: передняя направлена вперед, задняя назад. Нижний край лица слегка скошенный .... Семейство **Aulacigastridae**, часть (с. 154)

311(276). Ячейка *cup* в основании крыла, и обычно анальная жилка отсутствуют. Если анальная жилка видна в виде тонкой складки, то R_{4+5} и M_{1+2} сходятся к краю крыла (рис. 24, *10*; 25, *6*, *7*; 26, *5-11*). Базальная поперечная жилка отсутствует, так что задняя базальная и дискомедиальная ячейки слиты.

312(313). Крылья узкие и длинные, часто irrизирующие. Жилки R_{4+5} и M_{1+2} сходятся к краю крыла. Костальная жилка без перерыва или утоньшения (рис. 24, *10*) .... Семейство **Asteiidae** (с. 152)

313(312). Крылья более широкие и короткие. Жилки R_{4+5} и M_{1+2} параллельные или расходящиеся к вершине крыла. Костальная жилка с перерывом или утоньшением перед впадением R_1 или еще и у плечевой жилки.

314(323). Костальная жилка с 2 перерывами: один у плечевой жилки, другой перед впадением R_1.

315(320). Постоцеллярные щетинки расходящиеся или отсутствуют. В передней части лба иногда имеются нижние орбитальные щетинки, направленные к средней линии лба.

316(317). Нет задней поперечной жилки, соединяющей M_{1+2} и M_{3+4}. Хоботок длинный, длиннее головы; лицо с бугорком посередине .... Семейство **Risidae** (с. 225)

317(316). Имеется поперечная жилка, соединяющая M_{1+2} и M_{3+4} (рис. 25, *4-7*; 26, *9-11*); если нет, то лицо без выступающего бугорка, и хоботок короткий.

318(319). У переднего края лба вдоль сложных глаз имеются 1-2 нижние орбитальные щетинки, наклоненные внутрь к средней линии лба. Постоцеллярные щетинки отсутствуют или плохо выражены .... Семейство **Carnidae**, часть (с. 160)

319(318). На лбу у его переднего края нет направленных внутрь, к средней линии лба, нижних орбитальных щетинок, отходящих вблизи края сложных глаз. Постоцеллярные щетинки отсутствуют или, если имеются, то расходящиеся. Край рта обычно широкий, лицо выпуклое (рис. 6, *7*; 7, *7*) .... Семейство **Ephydridae** – мухи-береговушки (с. 184)

320(315). Постоцеллярные щетинки сходящиеся или параллельные. В передней части лба нет направленных внутрь нижних орбитальных щетинок.

321(322). Теменные пластинки доходят почти до переднего края лба с 3 направленными назад верхними орбитальными щетинками. Нет четко выраженного лобного треугольника. На груди имеются 4 пары креп-

ких дорсоцентральных щетинок. Ариста в коротком опушении . . . . . .
. . . . Семейство **Pseudopomyzidae**, часть (*Pseudopomyza* Strobl) (с. 221)

322(321). Теменные пластинки не доходят до переднего края лба и несут 2 верхние орбитальные щетинки; из них задняя направлена назад, передняя – вперед. Имеется большой лобный треугольник. На груди только 2 пары крепких дорсоцентральных щетинок. Ариста с длинными лучами . . . . Семейство **Camillidae** (с. 159)

323(314). Костальная жилка только с 1 перерывом перед впадением R_1; перерыв у плечевой жилки отсутствует. Иногда перерыв перед впадением R_1 также не выражен (рис. 26, *5-8*).

324(325). След жилки *Sc* обычно виден как светлая линия (рис. 26, *5-8*). Из дорсоцентральных щетинок представлена только предщитковая пара щетинок; если имеется еще одна крепкая щетинка, то костальная жилка по краю крыла доходит только до R_{4+5}, и тело желтое . . . .
. . . . Семейство **Chloropidae** – злаковые мухи (с. 168)

325(324). След жилки *Sc* отсутствует. На среднеспинке имеются несколько дорсоцентральных щетинок; если представлена только предщитковая пара щетинок, то передние бедра утолщенные, а костальная жилка по краю крыла доходит до M_{1+2} и тело серое . . . .
. . . . Семейство **Siphonellopsidae** (с. 232)

326(1). Крылья отсутствуют или они узкие, лишены жилок и с длинным опушением. Иногда имеются рудименты крыльев, очень короткие, короче груди и с измененным жилкованием, или крылья сильно сужены в виде узкой полосы (рис. 11, *6*; 26, *13*, *14*; 27, *8*; 51). Жужжальца обычно имеются, реже отсутствуют. Крылья отсутствуют уже при вылуплении мухи, или они впоследствии естественно обломаны вблизи основания.

327(328). Сложные глаза соединяются на вентральной поверхности головы позади ротового аппарата (рис. 4, *7*). Флагеллум антенны с удлиненным стебельком и уплощенным колбовидным расширением на вершине. Крылья или отсутствуют или узкие, удлиненные, лишены жилок и окружены длинным опушением (рис. 11, *6*). Бедра и голени разделены на 2 членика каждый (рис. 51, *1*) . . . .
. . . . Семейство **Nymphomyiidae** (с. 210)

328(327). Сложные глаза не соприкасаются вентрально, но могут соприкасаться или сливаться дорсально. Антенны иного строения, без колбовидного уплощенного расширения на вершине. Голени и бедра не разделены на 2 членика.

329(350). Антенны состоят из 2 основных члеников и нескольких члеников флагеллума, которые более или менее сходны между собой по размеру и форме; иногда первый из них более длинный (рис. 9).

330(335). Среднеспинка с *V*-образным швом между основанием крыльев (рис. 1, *4*). Если шов слабо выражен, то относительно крупные формы (более 5 мм), и ноги длинные (рис. 51, *2-4*). Самки со склеротизованным яйцекладом.

331(332). Последний членик щупиков длинный, заметно длиннее предыдущих, вместе взятых. Голова с бугорком на лбу и с вытянутым вперед рострумом (рис. 4, *1*). Более крупные формы, длина тела более 8-10 мм .... Семейство **Tipulidae** – комары-долгоножки (с. 242)

332(331). Последний членик щупиков не длиннее или едва длиннее всех предыдущих, вместе взятых. Голова без бугорка на лбу и без рострума. Длина тела обычно около 5 мм, редко крупнее.

333(334). Глаза в волосках .... Семейство **Pediciidae** (с. 215)

334(333). Глаза всегда голые .... Семейство **Limoniidae** – комары-болотницы (с. 196)

335(330). Среднеспинка без *V*-образного шва, и тело меньше 5 мм. Самки обычно без склеротизованного яйцеклада.

336(339). Простые глазки на темени отсутствуют.

337(338). 1-й членик всех лапок короче 2-го, который самый длинный. Коготки обычно с зубчиком .... Семейство **Cecidomyiidae** – комары-галлицы (с. 162)

338(337). 1-й членик лапок длиннее 2-го и обычно самый длинный. Коготки без зубчика .... Семейство **Chironomidae** – комары-звонцы, или дергуны (с. 167)

339(336). Простые глазки на темени имеются, по крайней мере, один из них.

340(341). 1-й членик флагеллума антенны (т.е. 3-й по счету от основания) сильно удлинен, значительно длиннее следующего за ним .... Семейство **Hesperinidae** (с. 191)

341(340). 1-й членик флагеллума антенны не длиннее последующих; все членики жгутика более или менее одинаковы по длине.

342(345). Голени без апикальных шпор.

343(344). Членики флагеллума антенны с перетяжками, их длина превышает ширину. Ноги более тонкие и длинные. Брюшко коническое (рис. 51, *5, 6*) .... Семейство **Lestremiidae** (с. 196)

344(343). Членики жгутика антенны шире своей длины, без перетяжек, расположены компактно. Ноги более короткие. Брюшко более округлое.

345(342). Голени с апикальными шпорами, хотя они могут быть и очень короткими.

346(347). Глаза слиты дорсально, образуя глазной мост (рис. 4, *8*). На вершине голеней, кроме шпор, часто имеется поле или гребень щетинок. Часто жужжальца и щиток отсутствуют . . . . Семейство **Sciaridae** – почвенные комарики (с. 229)

347(346). Глаза не слиты дорсально, глазной мост отсутствует.

348(349). Щупики одночлениковые, на вершине членика имеется сенсорная ямка с волосками. До 2 мм длиной . . . . Семейство **Sciaridae** (*Pnyxia* Johannsen) (с. 229)

349(348). Щупики не менее чем из 3 члеников. Обычно более крупные комары, около 4 мм длиной . . . . Семейство **Mycetophilidae** – грибные комары (с. 204)

350(329). Антенны состоят из 2 основных члеников и 1 членика флагеллума, так называемого 1-го флагелломера, снабженного аристой или стилем (рис. 10).

351(356). Тазики средних и задних ног широко расставлены (см. снизу).

352(353). Сложные глаза отсутствуют, и на их месте по бокам головы отходят антенны. Щиток отсутствует; грудь короткая, сходна по форме со следующими за ней брюшными сегментами. Жужжальца отсутствуют. Лапки с гребнем микроскопических зубчиков. Очень мелкие (1-1.5 мм) (рис. 8, *11*; 51, *8*). В гнездах пчел . . . . Семейство **Braulidae** – пчелиные вши (с. 156)

353(352). Сложные глаза имеются. Щиток развит. Грудь иного строения. Лапки с 2 изогнутыми коготками, которые иногда имеют дополнительные зубцы.

354(355). Голова маленькая, откинута назад на среднеспинку и ориентирована вертикально. На груди и брюшке имеются гребневидные группы плоских щетинок (ктенидии) (рис. 51, *12*). Ноги очень длинные, 1-й членик лапок длиннее остальных, взятых вместе. Только на летучих мышах . . . . Семейство **Nycteribiidae** (с. 210)

355(354). Голова расположена нормально, не откинута назад. Гребневидно расположенные щетинки на теле отсутствуют. Ноги более короткие, 1-й членик лапок не длиннее 2-го. На млекопитающих, кроме летучих мышей, и птицах. Многие виды вначале полнокрылые, позже крылья обламываются по специальному шву . . . . Семейство **Hippoboscidae** – мухи-кровососки (с. 192)

356(351). Тазики средних и задних ног не расставлены широко (см. снизу).

357(364). Дуговидный шов и лунка над антеннами не развиты.

358(361). Ариста состоит из 3 члеников, отходит дорсально. Бедра и голени обычно уплощены.

359(360). Анэпистерн с боковым выступом. Передние дыхальца груди сдвинуты дорсально и видны сверху. Мелкие полностью бескрылые формы с тараканообразной формой тела (рис. 51, *7*) .... Семейство **Aenigmatiidae** (с. 146)

360(359). Анэпистерн без бокового выступа. Передние дыхальца груди расположены сбоку и не видны сверху. Мухи не похожи на мелких тараканов .... Семейство **Phoridae** – мухи-горбатки (с. 217)

361(358). Ариста состоит из 2 члеников, отходит апикально, субапикально, редко дорсально (рис. 10, *23*). Бедра и голени не уплощены латерально.

362(363). Хоботок удлиненный, выступающий. Затылок выпуклый. Сложные глаза голые .... Семейство **Hybotidae** (с. 192)

363(362). Хоботок втяжной, не выступающий. Затылок вогнутый. Сложные глаза в волосках .... Семейство **Dolichopodidae** – мухи-зеленушки (с. 182)

364(357). Дуговидный шов и лунка над антеннами имеются (рис. 7, *4*).

365(366). 1-й членик задних лапок утолщен и укорочен, он короче следующего за ним .... Семейство **Sphaeroceridae** (с. 232)

366(365). 1-й членик задних лапок не утолщен и длиннее следующего за ним.

367(376). Поперечный шов на среднеспинке прерванный (рис. 2, *4*). Мелкие мухи с длиной тела менее 5 мм.

368(369). Лицо под антеннами сильно выпуклое, ротовая полость большая (см. рис. 6, *7*) ...... Семейство **Ephydridae** – мухи-береговушки (с. 184)

369(368). Лицо под антеннами без сильной выпуклости, ротовая полость небольшая.

370(371). Постоцеллярные щетинки отсутствуют. С каждой стороны лба только одна назад наклоненная орбитальная щетинка. Остатки крыльев сильно сужены (рис. 26, *13*, *14*) .... Семейство **Opomyzidae** (с. 212)

371(370). Постоцеллярные щетинки имеются. На каждой стороне лба обычно по 2 или более орбитальных щетинок или их нет совсем, имеются только волоски.

372(373). С каждой стороны лба по 4 орбитальные щетинки; из них 2 задние наклонены наружу, а 2 передние внутрь. На щеках имеется ряд крупных щетинок. В гнездах птиц. В начале полнокрылые, потом крылья обламываются .... Семейство **Carnidae** (с. 160)

373(372). С каждой стороны лба по 2-3 орбитальные щетинки или имеются только волоски. На щеках нет ряда крупных щетинок.

374(375). Постоцеллярные щетинки сходящиеся или отсутствуют. Глазковый треугольник матовый. Тело удлиненное, остатки крыльев узкие .... Семейство **Anthomyzidae** (с. 150)

375(374). Постоцеллярные щетинки всегда имеются, но крошечные. Глазковый треугольник матовый или блестящий. Крылья (иногда и жужжальца) отсутствуют вовсе, или крылья имеются в виде коротких рудиментов с измененным жилкованием (рис. 51, *9-11*) .... Семейство **Chloropidae** – злаковые мухи (с. 168)

376(367). Поперечный шов на среднеспинке сплошной, не прерванный (рис. 2, *3*). Более крупные, с длиной тела более 5 мм, напоминают средней величины пауков .... Семейство **Scathophagidae** (с. 227)

КРАТКИЙ ОБЗОР СЕМЕЙСТВ ДВУКРЫЛЫХ

Для некоторых семейств двукрылых имеются установившиеся русские названия, такие как *комары-долгоножки*, *галлицы*, *ктыри*, *пестрокрылки*, *слепни*. Для других семейств вошли в употребление и стали обычными русифицированные латинские названия, например, *тахины*. Такие русифицированные названия используются для ряда семейств, не имевших русских названий. Однако для многих семейств специально придуманы русские названия, и они используются наряду с русифицированными. Можно привести такие параллельно используемые названия, как *злаковые мухи* и *хлоропиды*, или *мухи-серебрянки* и *хамемеиды*. Некоторые из предложенных названий не привились и почти не используются. Тем не менее они приведены в данном обзоре равно как и английские названия, в тех случаях, где они имеются. Так как этот обзор носит справочный характер, то в него включены также семейства, которые не встречаются в Палеарктике. Порядок расположения семейств принят алфавитным для облегчения нахождения. Семейства, которые не встречаются в Палеарктике, отмечены звездочкой. Для всех принятых названий семейств указан год и автор, выделивший семейство. Невозможно привести все названия семейств, которые рассматриваются как синонимы. В недавно вышедшей книге Саброски (Sabrosky, 1999) дал обзор всех названий группы семейства для отряда Diptera.

Acartophthalmidae Czerny, 1928

Мелкие мухи (1-2 мм), тело удлиненное, серой окраски. Крылья без рисунка, иногда ирризируют. Известен только 1 род (*Acartophthalmus* Czerny). В Палеарктике 4 вида, из них 3 имеют голарктическое распространение. Все 3 вида известны из России. Ископаемые описаны из балтийского янтаря (эоцен/олигоцен).

Мухи попадаются в солнечные дни на разлагающихся грибах, мертвых стволах деревьев, трупах, навозе, мертвой рыбе или на окружающей эти субстраты растительности. Самки откладывают яйца группами на трупы, разлагающиеся грибы и другие подобные субстраты, возможно, на гниющую древесину, пронизанную мицелием. Личинки – сапрофаги и некрофаги.

Acroceridae Leach, 1815 – мухи-шаровки (рис. 40, *1-3*)

(small-headed flies, swollen-bodied flies)

Средней величины или крупные (2.5-20 мм) мухи с крошечной головой и обычно с крупным шаровидным брюшком. У некоторых (*Oligoneura* Bigot) тело изогнуто почти под прямым углом. Окраска черная, часто с белым или желтым рисунком на черном фоне.

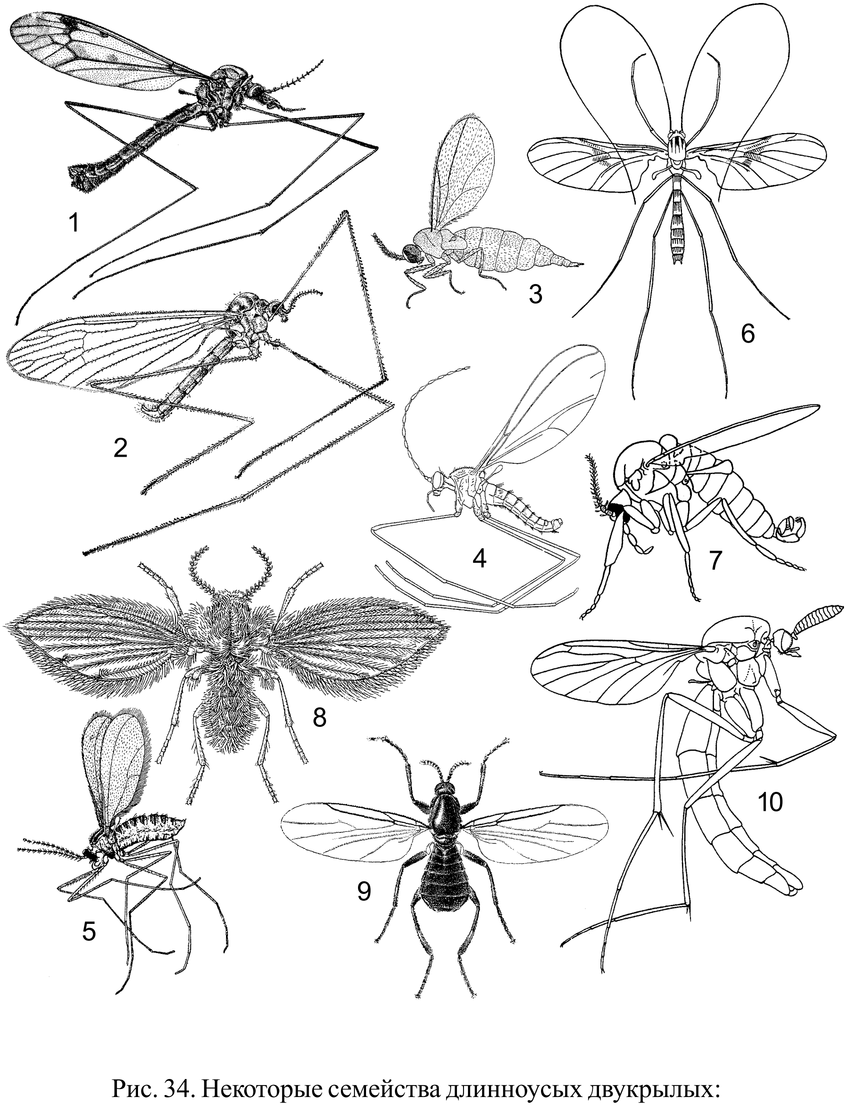


Рис. 34. Некоторые семейства длинноусых двукрылых:

1 – Tipulidae: *Tipula variipennis* Meigen; *2* – Limomniidae: *Neolimnophila carteri* Goetghebour; *3* – Lestremiidae: *Micropteromyia ghilarovi* Mamajev; *4*, *5* – Cecidomyiidae: *4 – Antrichia striata* Rübsaamen, *5 – Porrycondila nigripennis* Meigen; *6* – Macroceridae: *Macrocera centralis* Meigen; *7*, *8* – Psychodidae: *7 – Pericoma nubila* Meigen, *8 – Psychoda alternata* Say; *9* – Scatopsidae: *Scatopse notata* Linnaeus; *10* – Keroplatidae: *Antlemon servulum* Walker.

1 – по: Савченко, 1964; 2 – по: Савченко, 1982; 4, 5 – по: Мамаев, 1968; 9 – по: Штакельберг, 1956.

Распространены всесветно. В мировой фауне – около 500 видов из 48 родов. В Палеарктике – около 40, в России – 20 видов, в основном из родов *Acrocera* Meigen и *Ogcodes* Latreille. Ископаемые известны с верхней юры.

Взрослые мухи – нектарофаги и обладают длинным хоботком или не питаются. Личинки – внутренние паразиты пауков (Araneae) из семейств Lycosidae, Theridiidae и Gnaphosidae. Яйца черные. Самки или разбрасывают их в полете или откладывают большими массами на землю, стебли травы, ветви деревьев и кустарников и т.п. Одна самка откладывает 800-900 яиц. Из яйца вылупляется активно двигающаяся личинка (планидий), которая отыскивает хозяина-паука и внедряется в его тело. Личинки-планидии могут прыгать, изгибая тело и резко его распрямляя; при этом хвостовые придатки используются как присоски для фиксации тела. По паутине пауков личинка передвигается подобно гусеницам пядениц. Проникнув в тело хозяина, личинка линяет и начинает питаться. Личинки некоторых видов вводят свои дыхальца в легочные мешки пауков и таким образом получают кислород. Взрослая личинка покидает тело паука и окукливается свободно, часто рядом с мертвым пауком, под защитой паутины. Личинки развиваются от нескольких месяцев до нескольких лет.

Aenigmatiidae Schmitz, 1929

Очень мелкие мухи; самки бескрылые, похожи на маленьких тараканов. У самцов плевры среднегруди выступают по бокам впереди от основания крыльев в виде зубца, несущего щетинку.

В Палеарктике представлен только род *Aenigmatias* Meinert. Описаны 6 видов, из них только *A. franzi* Schmitz известен и из азиатской части Палеарктики, все остальные найдены пока только в Европе. Более разнообразно представлены в Афротропической и Ориентальной областях. Живут в муравейниках. Рассматриваются часто как подсемейство в семействе Phoridae.

Agromyzidae Fallén, 1823 – минирующие мухи

Мелкие (1-5 мм) желтой или черной окраски мухи; у самок хорошо развит склеротизованный яйцеклад.

Распространены всесветно. В мировой фауне – более 2000 видов. В России – не менее 350 видов. В ископаемом состоянии известны с эоцена.

Мухи держатся в травяном покрове или на листьях кустарников и деревьев. Личинки – фитофаги, живут в живых тканях разнообразных растений. Они могут минировать ветви деревьев и питаться камбием, обитать в стеблях и корнях травянистых растений, плодах, соплодиях, семенах, вызывать образование галлов, однако преобладающее большинство (3/4 видов) – минеры листовой пластинки. Кормовыми растениями для личинок служат в

основном покрытосеменные растения, как однодольные, так и двудольные. Немногие развиваются на печеночниках, хвощах и папоротниках. Многие виды – монофаги и олигофаги, а некоторые – полифаги. Самки при откладке яиц прокалывают растения и вводят яйцо в ткань растения, иногда потребляют для питания выступающий сок растения. Многие личинки образуют на листьях видоспецифичные мины. Расположение экскрементов в мине также различно у разных видов. Личинки окукливаются в мине, вне мины на листе или в почве.

В мировой фауне известны около 160 видов, вредящих сельскохозяйственным растениям. В России наибольшее значение имеют пшеничный минер *Agromyza ambiqua* Fallén, *Cerodontha denticornis* Panzer, *Poemyza lateralis* Macquart, *Pseudonapomyza atra* Meigen, вредящие злаковым культурам; луковый минер *Liriomyza cepae* Hering, повреждающий лук; многоядные виды *Chromatomyia horticola* Guoreau и *Liriomyza bryoniae* Kaltenbach. Последний вид особенно вредит томатам, арбузам и дыням. Некоторые виды, питающиеся на сорных растениях, используются для биологической борьбы с сорняками. В частности, *Calycomyza lantanae* Frick завезена в Австралию для контроля за сорняком Lantana из Verbenaceae. Были проведены исследования возможности использования *Phytomyza orobanchia* Kaltenbach для борьбы с заразихой.

Anisopodidae Knab, 1912 – разноножки

Небольшие комары (4-10 мм) с тонким телом и длинными ногами, крылья обычно с темными пятнами.

В мировой фауне известны около 100 видов, принадлежащих к 3 родам. Из них *Sylvicola* Harris широко распространен в Палеарктике. В фауне России отмечены 3 вида, из них *S. fenestralis* Scopoli часто попадается на окнах. В ископаемом состоянии известны с нижней юры.

Комары держатся на цветущих растениях, стволах деревьев, иногда образуют рои, часто попадаются на окнах в домах. Яйца заключены в желатиновую капсулу округлой или *U*-образной формы. Личинки – сапрофаги, живут в различных разлагающихся веществах, предпочитают полужидкие субстраты. Они были найдены в бродящем соке лиственных деревьев, под корой, в навозе, в гниющих корнях крупных травянистых растений (лопух, дубник), среди гниющих овощей и фруктов (картофель, бананы), в сильно разложившихся грибах. Личинки окукливаются в местах обитания. Личинки *Sylvicola* sp. были обнаружены в заплесневевшем сыром картоне, в зафиксированной формалином печени. Личинки *S. fenestralis* Scopoli иногда вызывают кишечные и урологические мийазы у людей.

Anthomyiidae Latreille, 1829 – цветочные мухи (рис. 46, *3*)

Мухи от мелких до средних размеров (2-12 мм), серой, бурой, черной или желтой окраски, всегда без металлического блеска. Жилка A_1, в отличие от Muscidae, почти всегда доходит до края крыла, хотя бы в виде складки. Вентральная сторона скутеллума обычно в тонких волосках. У самцов глаза обычно соприкасаются (исключения – *Fucelia* Robineau-Desvoidy, *Chiastochaeta* Pokorny), у самки широко, реже узко расставлены, и интерфронталии с перекрещивающими щетинками. Ариста опушена или длинноперистая.

Распространены всесветно, но преобладают в Голарктике. В мировой фауне описаны немногим более 1200 видов из 55 родов, но изучены еще недостаточно, и много неописанных новых видов, особенно в горных районах. В Палеарктике отмечены около 600 видов. В России известны около 300 видов. В ископаемом состоянии известны с эоцена/олигоцена (находки в Северной Америке).

Мухи весьма обычны в траве, кустарниках, на посевах сельскохозяйственных культур, на берегах морей (*Fucellia* Robineau-Desvoidy и близкие роды), и пресных водоемов. Личинки многих видов – фитофаги, питаются на цветковых растениях, голосемянных и папоротниках. Они минируют листья, стебли, питаются на корнях, семенами в цветочных головках, шишках хвойных. Многие из них имеют экономическое значение как вредители различных культурных растений. Многие личинки – сапрофаги, в том числе копрофаги, некоторые – инквилины, комменсалы или паразиты в гнездах одиночных пчел и ос; встречаются также в гнездах грызунов и птиц. *Fucellia* Robineau-Desvoidy живут в выбросах водорослей (Fucus) по берегам морей. Некоторые (*Anthomyia* Meigen, *Pegomyia* Robineau-Desvoidy) живут в грибах. Личинки-сапрофаги живут в различных разлагающихся субстратах: навозе, птичьем помете, подстилке гнезд птиц и млекопитающих, растительных остатках, мертвых моллюсках и насекомых. В навозе и фекалиях развиваются личинки *Calythea albicincta* Fallén, *Paregle cinerella* Wiedemann, *Hylemyia strigosa* Fabricius, поэтому эти мухи часто встречаются возле жилья человека. Личинки *Anthomyia pluvialis* Linnaeus развиваются по преимуществу в подстилке гнезд птиц. Личинки родов *Acridomyia* Stackelberg, *Acyglossa* Rondani, *Acrostilpna* Ringdahl – внутренние паразиты Orthoptera.

Культурным растениям вредят луковая муха *Delia antigua* Meigen – луку; озимая муха *D. coarctata* Fallén – озимой пшенице и другим злакам; ростковые мухи *D. platura* Meigen. и *D. florilega* Zetterstedt повреждают высеянные семена пшеницы, кукурузы, гороха, фасоли и т.п., а последний вид – также корнеплоды, что ведет к их загниванию. *D. radicum* Linnaeus (= *D.*

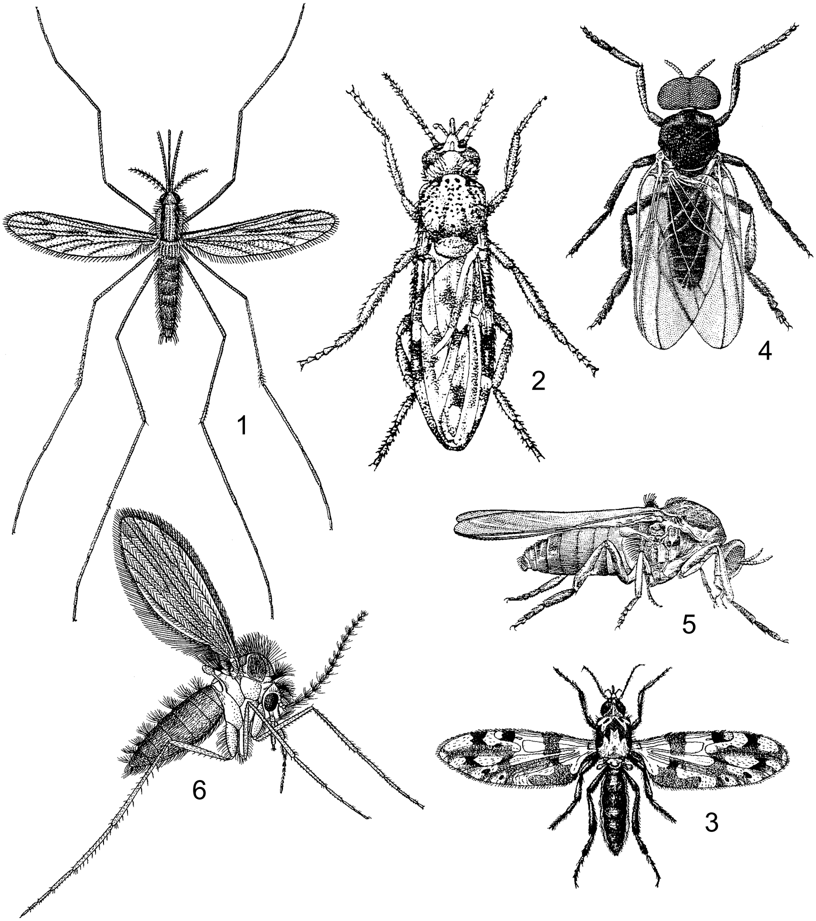


Рис. 35. Семейства кровососущих длинноусых двукрылых:
1 – Culicidae: *Anopheles maculipennis* Meigen; *2, 3* – Ceratopogonidae: *2* – *Culicoides nubeculosus* Meigen (в покое), *3* – *Culicoides* sp. (крылья расправлены); *4, 5* – Simuliidae: *Simulium noelleri* Friederichs: *4* – сверху, *5* – сбоку; *6* – Phlebotomidae: *Phlebotomus papatasi* Scopoli.

brassicae) и *D. floralis* Fallén повреждают корни капусты и других капустных. Личинки *Pegomyia hyosciami* Panzer, *P. betae* Curtis и *P. mixta* Villineure минируют листья свеклы. Черная пшеничная муха *Phorbia securis* Tiensuu повреждает побеги пшеницы. Личинки *Pegomyia rubivora* Coquillett делают ходы в побегах малины и спиреи. Личинки *Delia brunnescens* Zetterstedt и *D.*

echinata Seguy делают ходы в стеблях и минируют листья гвоздик. Некоторые виды рода *Lasiomma* Stein развиваются в шишках хвойных и питаются семенами. Из яиц у них вылупляются личинки 2-го возраста.

Anthomyzidae Czerny, 1903

Мелкие (2-3 мм) с узким телом мухи желтой или черной окраски, крылья иногда очень сильно сужены.

Распространены всесветно; в мировой фауне описаны около 60 видов, в основном из Голарктики. В фауне Палеарктики известны 4 рода и 23 вида. В России встречаются 15 видов. Ископаемые представители известны с эоцена/олигоцена.

Мухи попадаются в траве (особенно во влажных местах), на болотах, вдоль рек, реже в лесу. Личинки нескольких видов *Anthomyza* Fallén найдены в побегах разных злаков, ситников и рогозов. Они, по-видимому, не повреждают центральную точку роста, а живут группами за влагалищами, возможно, питаясь (как сапрофаги) детритом и не приносят вреда растениям. Встречаются группами до 6 личинок в одном побеге. *A. gracilis* Fallén живет как комменсал в галлах *Lipara* Meigen (Chloropidae) и в галлах клещей. Иногда личинок выводят из гнезд грызунов; возможно, они попадают туда с растительным материалом. *A. albimana* Meigen был выведен из грибов (Boletus), но эти данные нуждаются в подтверждении. Личинки некоторых видов живут в стеблях и листьях, возможно, в отмерших растениях.

* Apioceridae Bigot, 1852

Крупные мухи, сходные по внешнему облику с Asilidae и Mydidae и родственные этим семействам.

Небольшое семейство, включающее 5 родов и около 120 видов. Распространение дизъюнктивное, встречаются в Северной Америке, в Австралии и Афротропической области; обитатели аридных и семиаридных ландшафтов. В ископаемом состоянии известны из раннего мела.

Мухи встречаются в сухих песчаных местах, обычно летают с жужжанием над голым грунтом. Личинки живут в песчаной почве, вероятно, хищники.

* Apsilocephalidae Nagatomi et al, 1991

Небольшое семейство, относящееся к Brachycera-Orthorrhapha, выделено только в 1991 г. Включает 3 рода (*Apistocephala* Kröber, *Cleisthenia* White и *Cleisteniella* Nagatomi et Saigusa). Два первых рода относились ранее к Therevidae. *Apistocephala* распространен от Калифорнии до Мексики, а два других рода известны только из Тасмании. Преимагинальные стадии неизвестны. Семейство рассматривается как очень близкое к вымершему семейству Rhagionempididae, описанному из средней юры Каратау.

* Apystomyiidae Nagatomi et Lui, 1994

Небольшое семейство, относящееся к Brachycera-Orthorrhapha, выделено только в 1994 г. Включает 1 род (*Apystomyia* Melander) с одним видом (*A. elingius* Melander). Небольшие мухи с блестящим черным телом около 3 мм длиной. Антенны с коротким двучленистым вершинным стилем. Вид распространен в Америке, от Калифорнии до Мексики. Преимагинальные стадии неизвестны. Семейство рассматривается как родственное Bombyliidae, Hilarimorphidae или Scenopinidae.

Asilidae Latreille, 1802 – ктыри (рис. 38, *1-9*)
(robber flies)

Мухи с удлиненным телом, от мелких до крупных (3-60 мм), но чаще крупные (9-15 мм). Наиболее крупное двукрылое палеарктической фауны *Satanas gigas* Eversmann (до 50 мм) принадлежит к этому семейству. Окраска обычно серая или черная, редко крылья затемнены. Голова с углубленным лбом между глазами.

Распространены всесветно. В мировой фауне описаны более 5500 видов. В Палеарктике известны более 1000 видов и 82 рода; видовое разнообразие наиболее высоко в аридных и семиаридных регионах. В России обитает не менее 230 видов. В ископаемом состоянии известны с нижней юры.

Большинство видов обитает в теплых широтах, в саваннах, степях, пустынях. Некоторые (Laphriinae) живут в лесах, встречаясь на полянах, берегах рек, часто сидят на стволах деревьев. Только немногие виды рода *Lasiopogon* Loew проникают в тундру по долинам рек. В горы поднимаются до высоты 4500 м над ур.м. Имаго – хищники; их пища – различные насекомые, пауки, реже клещи. Добыча ловится на поверхности почвы, среди травы или на лету. Ктыри обычно сидят на земле или растениях и подстерегают добычу. Имеются как эврифаги, так и виды, специализированные к определенной добыче. Поймав добычу, ктырь прокалывает ее своим хоботком и вводит слюну. Слюна содержит нейротоксины и протеолитические энзимы, которые иммобилизуют добычу и растворяют ее ткани. Жидкое содержимое затем всасывается ктырем. Яйца откладывают поодиночке или группами; в последнем случае они часто покрыты секретом (*Promachus* Loew и близкие роды). Многие виды подсемейства Dasypogoninae закапывают яйца в почву.

Личинки длинные, с цилиндрическим или дорсовентрально уплощенным телом, белые или желтоватые, имеют 11 сегментов. Головная капсула небольшая, склеротизована лишь частично. Личинки живут в почве, предпочитая сухие песчаные почвы, или в отмершей древесине (Laphriinae). Личин-

ки – хищники; питаются личинками других насекомых или (редко) яйцами в кубышках саранчевых. Развитие занимает 1-3 года. Личинки активно отыскивают свои жертвы и могут долгое время обходиться без пищи. Личинки Laphriinae – возможно, сапрофаги.

Asteiidae Rondani, 1856

Очень мелкие мухи (1-3 мм) с удлиненным телом и длинными ирризирующими крыльями. Представлены во всех зоогеографических областях; известно в мировой фауне немногим более 130 видов из 10 родов. В Палеарктике отмечены 30 видов из 4 родов (*Phlebosotera* Duda, *Asteia* Meigen, *Astiosoma* Duda, *Leiomyza* Macquart). В фауне России встречаются 15-20 видов. Ископаемые представители известны с эоцена/олигоцена.

Мухи встречаются во влажных затененных местах, держатся в траве, на цветах или грибах, попадаются в жилищах на окнах. Для некоторых видов характерно роение. Личинки развиваются в разных, преимущественно отмерших и разлагающихся субстратах растительного происхождения: в гниющей древесине (*Asteia amoena* Meigen), детрите, кустах злаков (*A. concinna* Meigen), сухих стеблях тростника (*Leiomyza scatophagina* Fallén), трухе, дуплах деревьев, головках хлопка, стеблях конопли (Cannabis sativa); некоторые (*Leiomyza laevigata* Meigen, *L. dudai* Sabrosky) выводились из грибов. Возможно, что личинки питаются экскрементами других насекомых.

Atelestidae Hennig, 1970

Мелкие (2-3 мм) мухи черной окраски. Ранее включались в семейство Empididae. В мировой фауне известны 3 рода: европейский *Atelestes* Walker, голарктический *Meghyperus* Loew и, вероятно, неотропический *Acarteroptera* Collin. В Палеарктике известны только 3 вида из 2 первых родов. В России встречаются 2 вида. В ископаемом состоянии неизвестны. Маленькая реликтовая группа, имеющая много черт сходства с предполагаемым предком высших двукрылых Cyclorrhapha.

Мухи ловятся на кустарниках и ветвях деревьев; вероятно, – хищники. Иногда роятся. Личинки неизвестны.

Athericidae Novicki, 1873

(aquatic snipe flies)

Крупные двукрылые (до 18 мм) с коренастым телом и пятнистыми крыльями. Первый флагелломер почковидный. Первый брюшной сегмент часто разделен по средней линии. До 1973 г. включались в состав Rhagionidae, однако филогенетически более близки к Tabanidae.

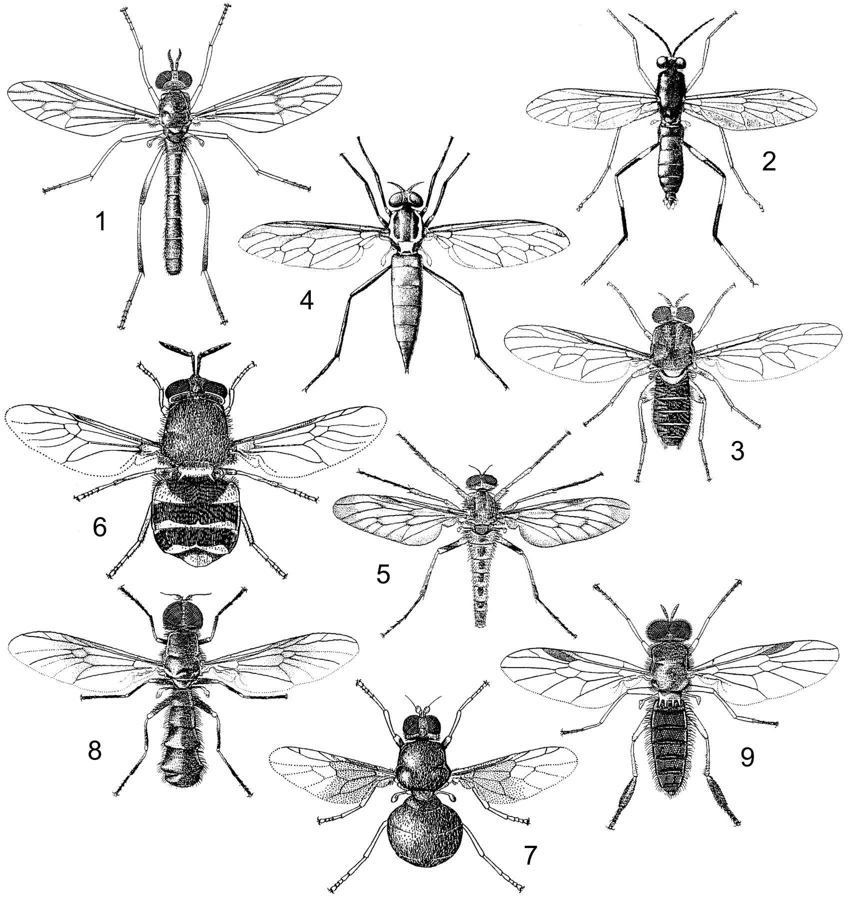


Рис. 36. Семейства Xylophagidae, Xylomyiidae, Coenomyiidae, Rhagionidae, Stratiomyidae:

1 – Xylophagidae: *Xylophagus ater* Fabricius; *2, 3* – Xylomyiidae: *2 – Macroceromys longicornis* Matsumura, *3 – Xylomya marginata* Linnaeus; *4* – Coenomyiidae: *Odontosabula czerskii* Pleske, *5* – Rhagionidae: *Rhagio scolopaceus* Linnaeus; *6-9* – Stratiomyidae: *6 – Stratiomys potamida* Meigen, *7 – Pachygaster ater* Panzer, *8 – Sargus cuprarius* Linnaeus, *9 – Beris morrisi* Dale. *2, 4 – по: Штакельберг, 1953.*

Распространены всесветно. В мировой фауне известны 60 видов из 7 родов; в Палеарктике встречаются 5 родов (*Atherix* Meigen, *Ibisia* Rondani, *Atrichops* Verrall, *Sugarina* Walter и *Asuragina* Nagatomi et Yang) и не менее 15-20 видов. Ископаемые описаны из балтийского янтаря и других олигоценовых нахождений. Примитивное семейство низших Brachycera.

Мухи держатся около воды, большинство питается нектаром, но для некоторых видов из родов *Atrichops* Verrall и *Sugarina* Walter известно сосание крови, необходимое для созревания яиц. Яйца откладываются на ветви и листья кустарников, нависшие над водой. Для яйцекладки самки *Atherix* Meigen собираются большими группами, откладывают яйца вместе и умирают на яйцекладке, образуя большое грушевидное скопление, содержащее от нескольких сотен до нескольких тысяч особей. Личинки падают в воду, живут на дне рек и ручьев, среди камней. Личинки – хищники: питаются личинками хирономид, нимфами поденок и другими водными насекомыми. Окукливаются в почве по берегам рек, во мху. Личинки одного из видов *Suragina* были найдены в гниющей древесине, но характер их питания неясен.

Aulacigastridae Duda, 1924

Небольшие мухи (2.5-5 мм) с телом коричневой или желтой окраски. Крылья прозрачные или с темными пятнами.

Небольшое семейство, в мировой фауне известны 10-12 видов из 3 родов. В Палеарктике представлены только 1 родом (*Aulacigaster* Macquart) с 1 видом (*A. leucopeza* Meigen), который известен и в России. Ископаемые представители (1 род) известны из балтийского янтаря.

Имаго *A. leucopeza* летят на вытекающий сок деревьев, личинки живут в вытекающем соке различных деревьев, причем передние дыхальца личинки выступают над поверхностью сока. Питаются личинки развивающимися в соке микроорганизмами. Окукливаются в местах питания.

* Australimyzidae Griffiths, 1972

Небольшое семейство, включающее единственный род (*Australimyza* Harrison), 6 видов которого обитают только в Новой Зеландии, Австралии и на прилегающих островах. При описании эти двукрылые были отнесены к Milichiidae, затем перенесены в Carnidae.

Мухи встречаются на берегах морей. Образ жизни личинок неизвестен.

Axymyiidae Shannon, 1921

Средних размеров комары (до 10 мм) черной или коричневатой окраски; глаза голоптические у самцов, широко расставлены у самок. Крылья желтоватые или коричневатые.

Маленькое реликтовое семейство, включающее 3 рода и 5 видов: *Axymyia* McAtee с 2 видами (один в Палеарктике, другой в Неарктике), *Mesaxymia* Mamaev (с 2 видами в Палеарктике) и *Protaxymyia* Mamaev et Krivosheina (с 1 видом в Палеарктике). В ископаемом состоянии неизвестны. Крайне своеобразное строение этих двукрылых, особенно преимагинальных стадий, позволяет выделить их в отдельный инфраотряд Axymyiomorpha.

Живут в лесах. Личинки развиваются под корой в сильно разложившейся очень влажной древесине (в полостях, заполненных водой), питаются, по-видимому, микроорганизмами или грибами, развивающимися на древесине.

Bibionidae Fleming, 1821 – комары-толстоножки

(march flies, love bugs, harlequin flies)

Коренастые комары средних размеров (2-16 мм) с темноокрашенным телом и утолщенными передними ногами. Глаза самцов голоптические.

Семейство включает 3 рода с многочисленными видами: палеарктические *Bibio* Geoffroy и *Dilophus* Meigen и неарктический *Bibioides* Coquillett. В фауне России не менее 40 видов распространены на север вплоть до Новой Земли, в горах встречаются до высоты 5000 м над ур.м. В ископаемом состоянии известны с верхнего триаса; это – одна из наиболее многочисленных групп двукрылых, известных в ископаемом состоянии; описано около 350 вымерших видов.

Комары летают днем, весной часто роятся у цветущих деревьев; рои состоят в основном из самцов. Наиболее обычны весной у цветущих деревьев *Bibio marci* Linnaeus и *B. pomonae* Fabricius. Комары питаются нектаром и пыльцой. Личинки – фитосапрофаги, живут в верхних слоях почвы, обычно большими группами. Часто развиваются в отмирающих веществах растительного происхождения: гниющей древесине, навозе, листовом опаде. Иногда личинки *Bibio pomonae* Fabricius, *B. nigriventris* Haliday, *B. hortulanus* Linnaeaus и некоторых видов *Dilophus* Meigen повреждают корни различных лесных и сельскохозяйственных культур.

Blephariceridae Loew, 1861 – сетчатокрылые комары

(net-winget midges)

Небольшие комары (4-13 мм) с тонким телом, большими irризирующими крыльями, покрытыми сетью тонких жилок, и длинными ногами. Глаза самцов голоптические.

Распространены всесветно, но отсутствуют на океанических островах. В мировой фауне описано около 300 видов из 30 родов. В России обитает около 10 видов. В ископаемом состоянии известны из верхнего мела.

Имаго встречаются в горах у быстро текучих вод; обычно они отдыхают, повисая на листве и ветвях. Самки большинства видов – хищники, ловят мелких насекомых, добычу держат задними ногами. Самцы чаще не питаются, но имеющие длинный хоботок посещают цветы. Личинки живут в быстро текучих, богатых кислородом водах (хамаробионты). Личинки имеют присоски на вентральной стороне тела и плотно прикрепляются в камням, питаются водорослями, обрастающими камни.

Bolitophilidae Winnertz, 1863

Среднего размера комары (4.5-6 мм) с узким телом. В семействе только 1 род (*Bolitophila* Meigen), имеющий голарктическое распространение. Род разделяется обычно на 2 подрода: *Bolitophila* Meigen и *Cliopsia* Enderlein. В России – не менее 30 видов. В ископаемом состоянии известны из нижнего мела.

Комары обитают в лесах, предпочитают влажные тенистые места, часто группируются под корнями вывороченных деревьев, в ямах, норах, пещерах. Активны обычно весной и осенью. Личинки живут группами в мягких плодовых телах напочвенных грибов, окукливаются в теле гриба или (чаще) в почве; куколка свободная, без кокона.

Bombyliidae Latreille, 1802 – жужжала (рис. 39, *1-5*) ***(bee flies)***

Мелкие и крупные (до 20 мм), часто густо опушенные мухи; крылья иногда пятнистые или даже почти целиком черные. У многих видов развит длинный хоботок.

Распространены всесветно (описано около 5000 видов в мировой фауне), в основном приурочены к аридным и семиаридным регионам. В Палеарктике около 1300 видов. Ископаемые известны с конца средней юры.

Мухи – солнце- и теплолюбивые насекомые, хорошие летуны. Наиболее многочисленны в степях и пустынях. Самки питаются нектаром, многие виды с длинными хоботками посещают цветки с глубокими венчиками. Наиболее важные опылители растений в аридных зонах. Самцы часто отдыхают на камнях или голой почве, на солнце.

Личинки – в основном паразиты на насекомых с полным превращением; немногие – хищники в яйцевых кладках саранчевых и в яйцевых коконах пауков. Развитие с гиперметаморфозом. Самка откладывает множество яиц. Из яйца появляется подвижная личинка типа планидия, которая активно разыскивает хозяина и проникает в него. Иногда наблюдается очень высокий процент заражения кубышек саранчевых. Делались попытки использовать некоторые виды в биологической борьбе с вредными чешуекрылыми на цитрусовых.

Braulidae Egger, 1855 – пчелиные вши (рис. 51, *8*)

Очень мелкие (1-1.5 мм) бескрылые мухи, жужжальца также отсутствуют. Тело овальное, сильно склеротизовано.

Известны 2 рода: *Braula* Nitsch и *Megabraula* Grimaldi et Underwood. Разные авторы насчитывают от 1 до 5 видов. Развезены по всему свету вместе с медоносной пчелой. В России отмечены 3 вида: *Braula coeca* Nitzsch, *B.*

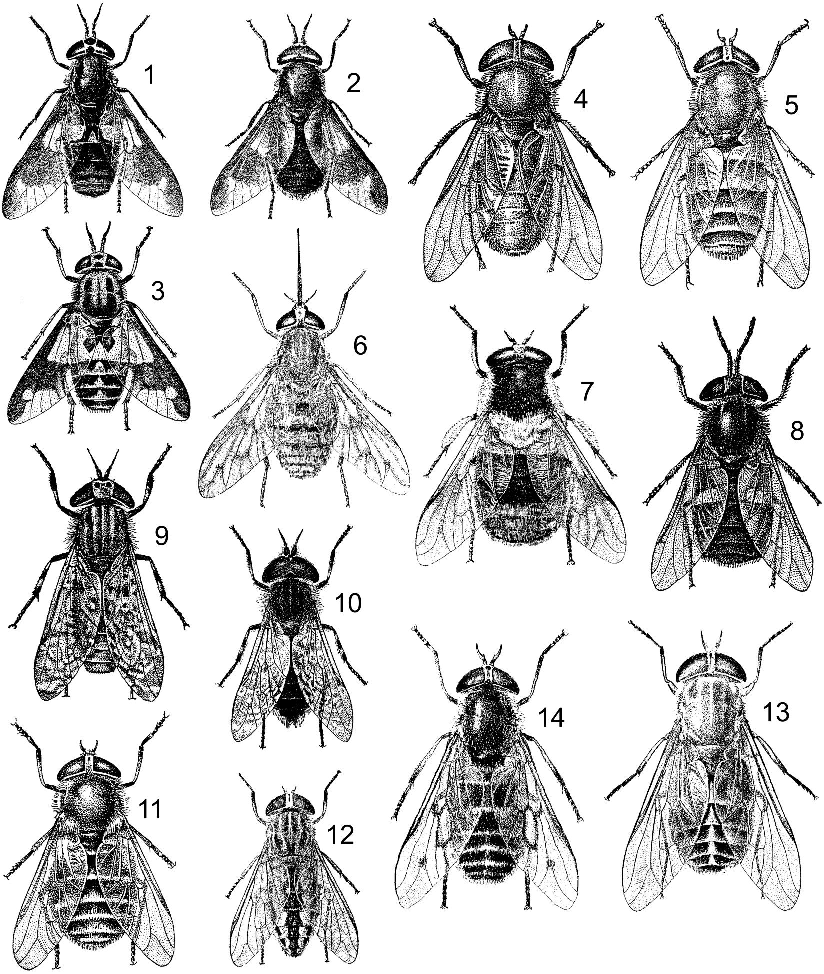


Рис. 37. Семейство слепни Tabanidae:

1, 2 – Chrysops caecutiens Linnaeus: *1* – самка, *2* – самец; *3 – C. relictus* Meigen; *4 – Atylotus rusticus* Linnaeus; *5 – Hybomitra tarandina* Linnaeus; *6 – Pangonia pyritosa* Loew; *7 – Therioplectus tricolor* Zeller; *8 – Heptatoma pellucens* Fabricius; *9, 10 – Haematopota pluvialis* Linnaeus: *9* – самка, *10* – самец; *11 – Pilipomyia rohdendorfi* Olsufjev; *12 – Tabanus spectabilis* Loew; *13 – T. bovinus* Linnaeus; *14 – Hybomitra astur* Erichson. *1, 2, 10, 12, 13 – по: Олсуфьев, 1977.*

schmitzi Oroši Pal в европейской части и *B. orientalis* Oroši Pal на Дальнем Востоке. В ископаемом состоянии неизвестны.

Мухи и личинки живут в гнездах пчел как комменсалы. Имаго прикрепляются к пчеле с помощью коготков, обычно между грудью и брюшком пчелы. На одной пчеле может быть 1-2 *Braula*, а иногда до 30. Взрослые *Braula* питаются жидкой пищей с хоботка пчелы и пыльцой. Яйца откладываются в ячейки, заполненные медом, а не расплодом. Личинки делают ходы-туннели в воске, туннель пересекает несколько ячеек. Окончательно не установлено, питается ли личинка воском или медом. Окукливание в личиночном туннеле. Поселяются обычно в ослабленных колониях пчел.

Bruchomyiidae Alexander, 1921

Рассматриваются как наиболее примитивные из психодоидной группы семейств. Глаза не слиты над антеннами с образованием глазного моста, ротовые части не функционируют у обоих полов. На крыльях 5 радиальных и 4 медиальных ветви. Семейство (иногда рассматривается как подсемейство в Psychodidae) включает 3 рода: *Nemopalpus* Macquart, распространенный всесветно; *Eutonnoiria* Alexander, встречающийся только в Афротропической области, и *Bruchomyia* Alexander из Неотропической области. В фауне России неизвестны. В Палеарктике 1 вид (*Nemopalpus flavus* Macquart) обитает на Канарских островах.

Calliphoridae Brauer et Bergenstamm, 1889 – синие мясные мухи, или падальные мухи (рис. 48, *1-3*)

(blow flies, blue bottles, green bottles)

Среднего размера или крупные (4-16 мм) мухи, черной, металлически-синей или зеленой окраски; тело в крепких щетинках. Крылья прозрачные. Глаза самцов голоптические.

Распространены всесветно, включая даже субантарктические острова. В мировой фауне известно более 1000 видов из 150 родов. Большая часть видов описана из восточного полушария. Наиболее богата фауна Афротропической зоогеографической области. В Палеарктике встречаются 240 видов из 47 родов, в России отмечено около 80 видов. В ископаемом состоянии известны из верхнего мела (Маастрихт).

Образ жизни очень разнообразен. Мухи держатся на цветах, трупах, отбросах, навозе. Многие виды – синантропы. Самки откладывают яйца или рождают живых личинок. Личинки обитают в разных средах. Исходным, по-видимому, было развитие в трупах позвоночных животных, и многие виды сохраняют исходный тип питания, обитая в гниющем мясе, рыбе, трупах, экскрементах. Многие виды вызывают подкожные и раневые мийазы млекопитающих (виды из родов *Booponus* Aldrich, *Calliphora* Robineau-

Desvoidy, *Cynomyia* Robineau-Desvoidy, *Lucilia* Robineau-Desvoidy, *Phormia* Robineau-Desvoidy, *Protophormia* Townsend), лягушек и жаб (*Bufolucilia bufonivora* Moniez), птенцов птиц в гнездах (*Trypocalliphora* Peus, *Protocalliphora* Hough). У части видов личинки паразитируют на земляных червях (*Polenia* Robineau-Desvoidy, *Bellardia* Robineau-Desvoidy), моллюсках (*Eggisops* Rondani, *Melinda* Robineau-Desvoidy), развиваются в кубышках саранчевых (*Stomorrhina lunata* Fabricius). У видов из подсемейств Raviinae и Villineuviellinae личинки живут в гнездах муравьев.

В городских условиях пищевые продукты наиболее часто заражает синяя мясная муха *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy. *Protophormia terraenovae* Robineau-Desvoidy – одна из первых весенних мух, появляющихся в марте-апреле на освещенных солнцем стволах деревьев и стенах домов.

Семейство включает многие виды, имеющие серьезное значение в медицине и ветеринарии. Мухи переносят механически возбудителей различных заболеваний, в том числе кишечные инфекции, полиомиелит. Некоторые виды могут вызывать раневые мийазы. Развивающиеся в трупах виды используются в криминалистических исследованиях. Синяя мясная муха (*Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy) легко разводится в лаборатории и используется как лабораторное животное.

Calobatidae Bigot, 1863

Небольшие мухи с довольно удлиненным телом 3-7 мм длиной, средние и задние голени без щетинок. Крылья удлиненные, жилки R_{4+5} и M_{1+2} конвергируют к вершине. У самцов 5-й стернит с парой крупных выростов. Распространены всесветно, наибольшее видовое разнообразие – в тропиках. Иногда рассматриваются как подсемейство в Micropezidae.

Обитают во влажных местах, встречаются на цветах возле воды, на листьях деревьев и кустарников. Образ жизни личинок изучен недостаточно, они встречаются в различных влажных гниющих веществах растительного происхождения.

Camillidae Frey, 1921

Мелкие (2-3 мм) мухи с желтоватыми крыльями и обычно блестящим черным телом.

В семействе 2 рода: палеарктический *Camilla* Haliday с 12 видами, из которых *C. glabra* Fallén завезен в Северную Америку, и афротропический *Katacamilla* Papp. В фауне России – 6 видов. В ископаемом состоянии известны из балтийского янтаря (эоцен/олигоцен).

Мухи встречаются на лугах, в норах и гнездах мелких млекопитающих, иногда попадаются на окнах. Личинки – вероятно, детритофаги или копрофаги, развиваются во входной части нор и гнезд мелких млекопитающих (грызуны, кролики).

Campichoetidae Griffiths, 1972

Небольшие мухи (2-3 мм) темной окраски, иногда со слегка затемненными крыльями. Первый флагелломер вдвое длиннее своей ширины. Включались ранее в семейство Diastatidae.

В Палеарктике известны 2 рода с 6 видами, в фауне России найдены 5 видов. Личинки *Campichoeta* Macquart живут в подстилке.

Canacidae Jones, 1906

Мелкие мухи (3-5 мм) с черным или желтоватым телом и прозрачными крыльями.

Распространены всесветно. В мировой фауне описано чуть более 90 видов из 11 родов, большая часть видов известна с берегов Тихого океана. В Палеарктике зарегистрированы 5 родов: *Canace* Haliday, *Chaetocanace* Hendel, *Nocticanace* Malloch, *Protocanace* Hendel и *Xanthocanace* Hendel. В фауне России отмечены около 15 видов. В ископаемом состоянии неизвестны.

Мухи встречаются по берегам морей, реже пресных водоемов. Личинки живут в водорослях, среди камней, питаются водорослями и цианобактериями. Описано своеобразное поведение галапагосского вида *Nocticanace galapagensis* Curran: днем мухи питаются на пленке водорослей, а к ночи собираются большой группой (до нескольких сотен экземпляров) на одном крабе *Grapsus grapsus*, причем другие экземпляры крабов этого же вида не привлекают мух. Эти крабы уходят на ночь в сухие места выше зоны прибоя. Места развития личинок этого вида неизвестны.

Canthyloscelididae Shannon, 1927

Средних размеров комары (2-7 мм); тело черной окраски с желтыми пятнами; антенны длинные, из 10-14 флагелломеров. Глаза голоптические.

Маленькое реликтовое семейство, включает 2 рода : *Hyperoscelis* Hardy et Nagatomi с 3 палеарктическими видами и *Canthyloscelis* Edwards с 6 видами, распространенными в южном полушарии (Южная Америка, Новая Зеландия). В России найдены 2 вида. В ископаемом состоянии известны со средней юры.

Личинки живут в разлагающейся древесине или под корой хвойных и лиственных деревьев.

Carnidae Newman, 1834

Очень мелкие (1-2.5 мм) мухи с телом черной блестящей окраски. Крылья иногда отсутствуют (естественно обломаны). Одни из самых мелких двукрылых.

Распространены преимущественно в Голарктике, в других регионах немногочисленны. В мировой фауне известно немногим более 40 видов из 5

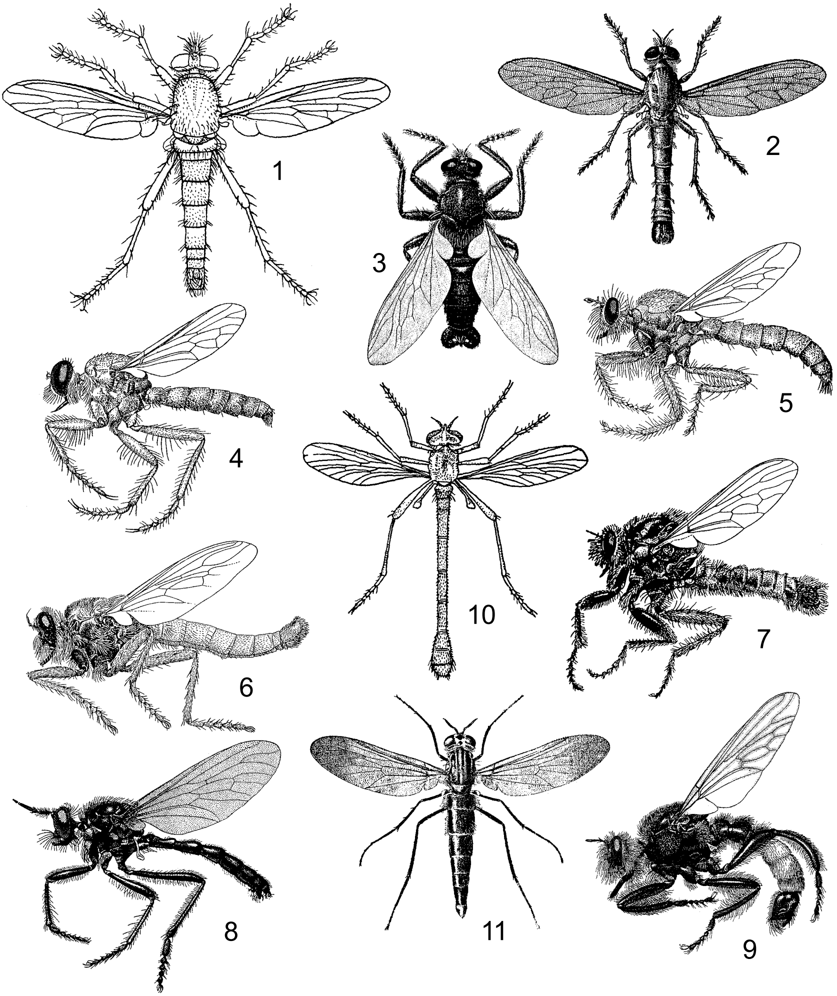


Рис. 38. Семейства Asilidae, Leptogastridae, Therevidae:

1-9 – Asilidae: *1 – Philonicus albiceps* Meigen, *2 – Neomochterus petrishtshevae* Stackelberg, *3 – Polysacra violaceae* Schiner, *4 – Rhadinus megalonix* Loew, *5 – Nusa ramicosa* Loew, *6 – Satanas gigas* Eversmann, *7 – Polyphonicus laevigatus* Loew, *8 – Dioctria pilithorax* Richter, *9 – Laphria gibbosa* Linnaeus; *10* – Leptogastridae: *Leptogaster guttiventris* Zetterstedt; *11* – Therevidae: *Caenophanomyia insignis* Loew.

2, 11 – по: Штакельберг, 1937; 3-8 – по: Рихтер, 1968.

родов. В Палеарктике обитают 3 рода: *Carnus* Nitzsch, *Meoneura* Rondani и *Hemeromyia* Coquillett; из них первые 2 встречаются в России. В фауне России – около 15 видов. В ископаемом состоянии известны с границы эоцена – олигоцена. Один вид описан из балтийского янтаря.

Мухи держатся на трупах, гниющем мясе, фекалиях. *Carnus hemapterus* Nitzsch обитает в гнездах более чем 20 видов птиц; имаго выходят из пупариев с развитыми крыльями, разлетаются, но, попав в гнездо, обламывают крылья; самки становятся физиогастричными. Они питаются или кровью, или выделениями кожи птиц. Личинки развиваются в детрите гнезд. Некоторые виды развиваются в трупах, экскрементах, соленой рыбе и в грибах.

Cecidomyiidae Newman, 1834 – галлицы (рис. 34, *4*, *5*) ***(gall midges)***

Мелкие и очень мелкие комары (0.5-3 мм, реже до 8 мм). Антенны обычно длинные (особенно у самцов) с сенсориями различной формы. Окрашены различно, иногда с ярким оранжевым или красным брюшком. Глаза голоптические у обоих полов. Простые глазки отсутствуют.

Описано более 5300 видов и около 700 родов в мировой фауне. В Палеарктике известно около 2200 видов и 300 родов. В России зарегистрировано более 550 видов. В ископаемом состоянии указываются с границы верхней юры – нижнего мела (по-видимому, эти находки относятся к Lestremyidae); описано 78 вымерших видов галлиц, в основном из янтарей.

Взрослые галлицы большей частью не питаются (иногда могут употреблять жидкие выделения растений) и живут недолго. Личинки – в основном фитофаги, но некоторые – мицетофаги, хищники или паразиты. Они развиваются в натеках смолы хвойных деревьев, в грибах-трутовиках; немногие – в плодовых телах агариковых грибов; некоторые связаны со ржавчинными грибами; ряд видов хищничает на тлях, белокрылках или листоблошках. Личинки подсемейства Parricondylinae живут в разлагающихся веществах растительного происхождения, в отмирающих растениях, подстилке, гниющей древесине, под корой отмерших стволов деревьев, в шишках хвойных или в грибах. Они – сапрофаги или мицетофаги. Для ряда видов Porriondylinae, личинки которых обитают в подстилке или отмирающей древесине, известен педогенез (размножение в личиночной стадии), особенно в роде *Miastor* Meinert. Большинство личинок подсемейства Cecidomyinae – фитофаги, хотя среди них есть также мицетофаги и хищники. Растительноядные личинки живут свободно в цветках растений, в стеблях, во влагалищах злаков, однако большинство вызывает на разных частях растений специфические разрастания – галлы, внутри которых живет и питается личинка. В некоторых случаях личинки покидают галлы для окукливания в земле, в дру-

гих весь цикл развития проходит внутри галла. Иногда внутри галла разрастаются специфические „амброзийные" грибы. Некоторые личинки живут как инквилины в галлах других галлиц и прочих насекомых. Хищные галлицы известны только среди Cecidomyinae: они питаются тлями, хермесами, червецами, растительноядными клещами, а некоторые – личинками других галлиц.

Среди галлиц много экономически значимых вредителей сельскохозяйственных растений и лесных пород. Зерновым злакам вредят гессенская муха *Mayetiola destructor* Say, злаковая седельная галлица *Haplodiplosis equestris* Wagner, оранжевая злаковая галлица *Sitodiplosis mosellana* Géhin, желтая злаковая галлица *Contarinia tritici* Kirby и др. Плодовым деревьям и ягодным кустарникам вредят *Thomasiniana oculiperda* Rübsaamen, *T. theobaldi* Barnes, стеблевая смородинная галлица *T. ribis* Marikovskij, цветочная смородинная галлица *Dasyneura ribes* Barnes; яблонная листовая галлица *Dasyneura mali* Kieffer. *Apiomyia bergenstammi* Wachtl делает галлы на побегах груш; *Contarinia pyrivora* Riley повреждает молодые плоды груш. *Asphondilia prunorum* Wachtl преобразует в галлы почки на сливе. Люцерновая цветочная галлица *Contarinia medicaginis* Kieffer преобразует цветки люцерны в грушевидной формы галл, а люцерновая стеблевая галлица *Dasyneura ignorata* Wachtl делает галлы на верхушках побегов. Крестоцветная *C. nasturtii* Kieffer и капустная стручковая *Dasyneura brassicae* Winnertz галлицы повреждают все виды капустных, образуя галлы на цветках, стручках и молодых побегах. Гороховая галлица *Contarinia pisi* Winnertz повреждает все виды мотыльковых. Из видов, вредящих лесным породам, упомянем березовую жилковую галлицу *Messalongia rubra* Kieffer: ее личинки образуют темно-красные вздутия черешка или жилок у основания листа березы. Личинки еловой галлицы семяеда *Plemeliella abietina* Seitner развиваются в семенах ели в течение 3 лет. Осиновая двусторонняя галлица *Harmandia cavernosa* Rübsaamen повреждает тополя и осину, ее красноватые галлы располагаются на листовой пластинке. У сосновой молодняковой галлицы *Cecidomyia pini* De Geer личинки живут открыто на иголках сосен или (изредка) елей. Хищная галлица *Aphidoletes aphidimyza* Rondani используется для биологической борьбы с вредителями растений в теплицах.

* Celyphidae Bigot, 1852

(beetle flies, globe flies)

Мелкие или среднего размера мухи очень своеобразного облика. Щиток гипертрофирован и прикрывает все брюшко. Окраска тела желтая или металлически-блестящая зеленая или синяя. Мухи внешне напоминают жуков.

Описано около 90 видов, встречающихся в основном в Ориентальной области, но известны также в Афротропической области и не найдены в Австралии. Практически не встречаются в Палеарктике, но некоторые виды могут заходить в Палеарктику на юге Китая. Неизвестны в ископаемом состоянии. Родственны Lauxanidae.

Мухи держатся в травяном покрове, чаще во влажных местах у воды, ловятся обычно в массе. Образ жизни личинок исследован плохо; по немногочисленным наблюдениям личинки питаются на зеленых или желтеющих листьях, скелетируя их и оставляя твердые ткани жилок. Личинки держатся на нижней стороне листьев, окукливаются на поверхности листьев.

Ceratopogonidae Newman, 1834 – мокрецы (рис. 35, *2*, *3*)
(punkies, biting midges, biting gnats)

Мелкие комарики (1-4 мм) с коренастым телом и часто пятнистыми крыльями, обычно сложенными плоско друг на друге.

В мировой фауне известно 4000 видов из 80 родов. В фауне России – не менее 370 видов. В ископаемом состоянии известны из нижнего мела, описано свыше 170 вымерших видов и 31 род.

Комары посещают цветки растений и используют в пищу нектар; некоторые (*Culicoides* Latreille, *Lasiohylea* Kieffer, часть *Forcipomyia* Meigen) питаются кровью позвоночных животных; часть видов – хищники и питаются мелкими насекомыми. Самки многих видов (роды *Culicoides* Latreille и *Lasiohylea* Kieffer) – назойливые кровососы, нападают на человека и позвоночных животных (млекопитающие, птицы). Различают гематофагов – орнитофилов и гематофагов – маммалиофилов. Некоторые мокрецы (*Forcipomyia* Meigen, *Atrichopogon* Kieffer) сосут гемолимфу крупных насекомых (например, стрекоз). Личинки водные, полуводные, реже наземные. Наземные личинки живут в навозе, влажной древесине, под корой, во влажной почве, в грибах, влажном мхе, часто большими скоплениями. Водные личинки представлены как донными, так и прибрежными формами. Заселяют различные водоемы, живут в иле, прибрежном песке. Питаются детритом, илом, водорослями, мелкими животными.

Многие кровососущие мокрецы переносят опасные заболевания человека и животных, вызываемые вирусами, бактериями, простейшими и гельминтами, такие как японский энцефалит, лимфоцитарный хориоменингит, туляремия, энцефаломиелит лошадей и др.

Chamaemyiidae Hendel, 1910 – мухи-серебрянки
(silver flies)

Мелкие мухи (2-3.5 мм), тело покрыто густыми чешуйками и имеет матовый серебристо-серый цвет. Крылья прозрачные.

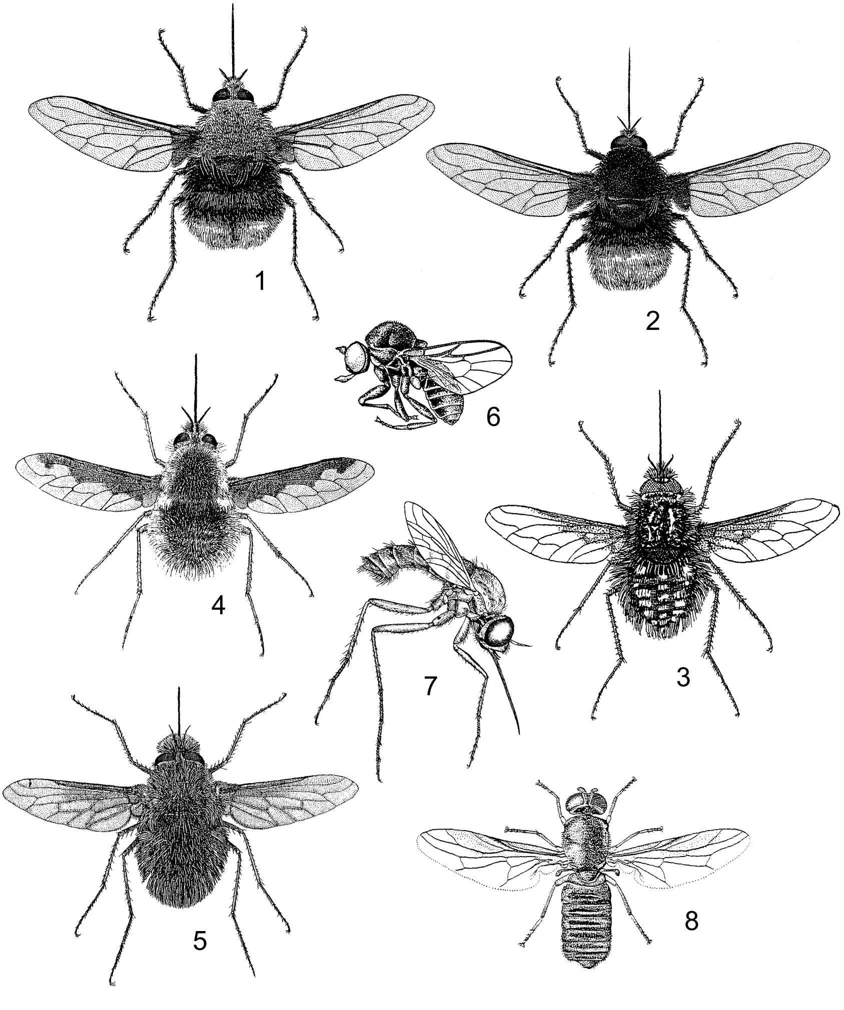


Рис. 39. Семейства Bombyliidae, Mithycomyiidae, Scenopinidae:

1-5 – Bombyliidae: *1*, *2* – *Bombylius discoideus* Fabricius: *1* – самка, *2* – самец; *3* – *B. ater* Scopoli, самец; *4* – *B. major* Linnaeus; *5* – *Anastoechus nititulus* Fabricius, самец; *6*, *7* – Mithycomyiidae: *6* – *Glabellula arctica* Zetterstedt, *7* – *Amictus pictus* Loew; *8* – Scenopinidae: *Scenopinus fenestralis* Linnaeus.

4 – по: Штакельберг, 1950.

В мировой фауне описано около 300 видов из 20 родов; реальное число видов, по-видимому, приближается к 450. В Палеарктике найдено 120, в фауне России – 70 видов. Ископаемые известны из балтийского янтаря (эоцен/олигоцен).

Мухи держатся среди травы, на стволах и ветвях деревьев. Личинки – хищники различных Homoptera: тлей, хермесов и червецов, в том числе иногда обитающих в галлах. Самки некоторых видов *Chamaemyia* Panzer размножаются партеногенетически. Североамериканские виды *Paraleucopis* Malloch питаются выделениями слезных желез позвоночных, включая человека. Возможно, их личинки развиваются в гнездах птиц.

Chaoboridae Edwards, 1912 – хаобориды, или толстохоботные комары

(phantom midges)

Средней величины комары (1-10 мм) с телом серой, желтой или коричневой окраски. У самцов антенны длинноперистые.

Небольшое семейство, распространены всесветно; в мировой фауне известно около 50 видов из 6 родов; большинство обитает в тропических областях. В Палеарктике известны 3 рода (*Mochlonyx* Loew, *Cryophila* Bergroth и *Chaoborus* Lichtenstein) и 10 видов, все относятся к подсемейству Chaoborinae. В фауне России – 7-10 видов. В ископаемом состоянии известны из средней юры; некоторые вымершие виды (например, *Chironomaptera gregaria* Grabau) используются палеонтологами для датировки геологических горизонтов.

Комары держатся около водоемов. Некоторые виды образуют рои и летят на свет. Яйца откладываются на поверхность воды или прикрепляются на водные растения. Личинки водные, живут в планктоне стоячих водоемов, хищники, питаются преимущественно ракообразными, коловратками, мелкими личинками водных насекомых, взрослые личинки – личинками комаров. Их антенны преобразованы в хватательный орган. Планктонные личинки *Chaoborus* могут переносить условия аноксии и голодание до месяца. Личинки прозрачные, фантомные; видны только пищеварительный тракт и трахейная система. Личинки имеют вздутую грудь с просвечивающими расширенными трахейными стволами, играющими гидростатическую функцию. Личинки живут в прудах, озерках, временных лужах, дуплах деревьев. Зимуют в стадии яйца или взрослой личинки. Личинки *Chaoborus* используются как лабораторные животные для физиологических и экологических экспериментов.

Chironomidae Newman,1834 – комары-дергуны, комары-толкуны

(non-biting midges)

Мелкие и средней величины комары (до 10 мм) с зеленым, серым, желтым или черным телом. У самцов хорошо заметные перистые антенны.

Огромное семейство, распространенное всесветно; наиболее южные и северные местонахождения двукрылых в Антарктике и Арктике принадлежат хирономидам. В Арктике хирономиды составляют доминирующую группу насекомых. В мировой фауне описано около 6000 видов из более чем 300 родов, в Палеарктике известно около 1300 видов из 178 родов. В фауне России – не менее 600 видов. Многочисленны в ископаемом состоянии, известны, начиная с границы нижней и средней юры. Многие ископаемые используются для реконструкции палеоклиматических и палеоэкологических условий в лентических и лотических экосистемах.

Взрослые комары часто образуют большие, хорошо заметные рои; комары живут от несколько дней до нескольких недель, обычно не питаются, хотя могут потреблять нектар и медвяную росу. Самки погибают сразу после откладки яиц. В стадии личинки проводят большую часть жизни, от 2 недель до 2 лет. Личинки составляют важнейший компонент водных экосистем и встречаются также по берегам океанов. Они живут во всех типах пресных водоемов и водотоков, в дуплах деревьев, в навозе, на иных влажных субстратах, а также на литорали морей и в эстуариях. Их популяции довольно многочисленны, и численность доходит до многих тысяч экземпляров на квадратный метр дна. Немногие хирономиды живут в морской воде (*Pontomyia* Edwards, *Clunio* Haliday). Личинки живут свободно или строят трубочки из ила или растительного детрита. Питаются как фильтраторы детритом, иловыми частицами, водорослями; некоторые минируют высшие водные растения; немногие – хищники (например, Taninodinae). Некоторые хирономиды из подсемейства Orthocladiinae имеют наземных личинок, живущих во мхах. Некоторые личинки – комменсалы или паразиты поденок, веснянок, ручейников. Заселяют разные водоемы, как быстро текучие, так и стоячие. Многие водные личинки, живущие в стоячих водах, имеют красную окраску, так как содержат гемоглобин. Именно эти личинки под названием „мотыль" используются аквариумистами и рыболовами.

Личинки в водоемах играют важную роль: они перерабатывают органическое вещество в минеральное и тем самым способствуют самоочищению водоемов, служат также основной пищей рыб, используются как индикаторные организмы для оценки трофности озер и чистоты воды. Личинки некоторых видов, называемых „рисовыми комариками" (*Cricotopus silvestris*

Fabricius, *Chironomus tentans* Fabricius и др.), поселяясь в рисовых чеках, могут повреждать листья риса. В период массового роения комары могут вызывать аллергические реакции у людей, в том числе бронхиальную астму, риниты и конъюнктивиты. Аллергические реакции могут вызывать и личинки, содержащие гемоглобин.

Современная видовая систематика и диагностика используют строение политенных хромосом личинок. В настоящее время многие виды (особенно в роде *Chironomus* Meigen) описаны и могут диагностироваться только по особенностям строения политенных хромосом.

Chiropteromyzidae Frey, 1952

Очень мелкие мухи с длиной тела 1.2-2 мм. Анальная жилка короткая, не достигает края крыла. Оцеллярный треугольник очень большой, и передний глазок расположен посередине длины лба.

Семейство было было основано для единственного вида *Chiropteromyza wegelii* Frey, найденного в Финляндии в дупле, где обитали летучие мыши. Впоследствии вид был обнаружен в Венгрии и Швейцарии, где был выведен из гуано летучих мышей. Папп (L. Papp, 1998) включает в это семейство также род *Neossos* Malloch, типовой вид которого (*N. marylandicum* Malloch) известен из Северной Америки и найден в Якутии. Его личинки живут в гнездах птиц. К этому семейству относится и *Ornitholeria* Frey с одним видом (*O. nidicola* Frey), который был выведен из гнезда скворца.

Chloropidae Rondani, 1856 – злаковые мухи

(рис. 45, *1-11*; 51, *9-11*)

(grass flies, frit flies)

Мелкие, реже средних размеров мухи (1-8 мм) черной, серой, желтой или зеленоватой окраски с черными продольными полосами на груди. Передние или задние бедра иногда утолщены, часто утолщена и расширена ариста.

Распространены всесветно, в мировой фауне – не менее 3500 видов. В Палеарктике – около 700 видов, в фауне России – не менее 500 видов. В ископаемом состоянии известны из балтийского янтаря и сланцев примерно того же возраста. Указанная ранее находка (McAlpine, Martin, 1969) в канадском янтаре мелового возраста не относится к этому семейству, но имеется другое указание на нахождение хлоропид в нижнемеловых отложениях Ливана (Whalley, 1981).

Биологически крайне разнообразны. Большинство видов связано со злаками и осоковыми и держится обычно в травяном ярусе. Немногие (род *Gaurax* Loew, некоторые *Tricimba* Lioy, *Rhodesiella* Adams, *Gampsocera* Schiner) – лесные формы, личинки которых развиваются в гниющей древеси-

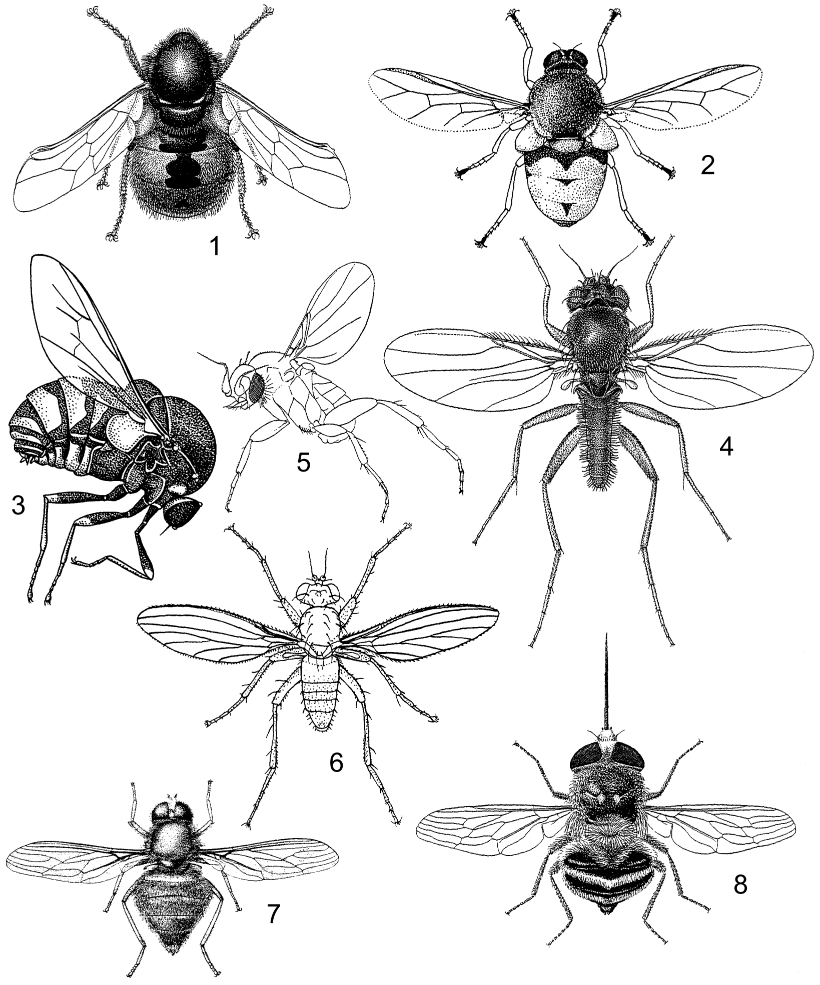


Рис. 40. Семейства Acroceridae, Phoridae, Lonchopteridae, Nemestrinidae:

1-3 – Acroceridae: *1* – *Pterodontia waxeli* Klug, *2* – *Acrocera globula* Panzer, *3* – *Ogcodes gibbosus* Linnaeus; *4*, *5* – Phoridae: *4* – *Megaselia rufipes* Fallén, *5* – *Conicera tibialis* Schmitz; *6* – Lonchopteridae: *Lonchoptera lutea* Panzer; *7*, *8* – Nemestrinidae: *7* – *Hirmoneura oldenbergi* Lichtwardt, *8* – *Rhynchocephalus caucasicus* Fischer.

8 – по: Штакельберг, 1953.

не или плодовых телах грибов. Личинки в наиболее богатых видами родах, таких как *Chlorops* Meigen, *Meromyza* Meigem, *Oscinella* Becker, *Cetema* Hendel, *Calamoncosis* Enderlein, *Cryptonevra* Lioy и др. – фитофаги, живущие в побегах злаков и осок. Немногие (как все виды *Lipara* Meigen, некоторые виды *Chlorops* Meigen и *Eurina* Meigen) вызывают образование сигаровидных галлов на вершинах побегов злаков. Виды родов *Dicraeus* Loew и *Pseudopachychaeta* Strobl развиваются в генеративных органах однодольных: первые – в семенах злаков, вторые – в соцветиях осоковых. Многие виды – фитосапрофаги, развивающиеся в отмирающих или поврежденных другими насекомыми растениях. Немногие имеют хищных личинок, которые живут за счет корневых или других тлей, червецов, яиц в коконах пауков или кубышках саранчевых (роды *Speccafrons* Sabrosky, *Lasiambia* Sabrosky, *Pseudogaurax* Malloch, *Thaumatomyia* Zenker). В Северной Америке личинки *Pseudogaurax anchora* Loew и *P. signatus* Loew развиваются в яйцевых коконах ядовитого паука „черная вдова". Личинки австралийского рода *Batrachomyia* Skuse паразитируют в коже бесхвостых амфибий. У некоторых тропических видов рода *Pachylophus* Loew, развивающихся в стеблях злаков, известно живорождение, когда в брюшке самки развивается одна личинка.

Виды *Oscinella pusilla* Meigen, *O. frit* Linnaeus, *Chlorops pumilionis* Meigen, *Meromyza nigriventris* Macquart и некоторые *Dicraeus* Loew вредят зерновым злакам и культивируемым кормовым злакам. Делались попытки использовать виды рода *Thaumatomyia* Zenker для биологической борьбы со свекловичной корневой тлей (*Pemphigus bursarius*) на посевах сахарной свеклы.

Chyromyidae Hendel, 1916

Мелкие (1-4 мм) мухи с телом желтой или беловатой окраски, с прозрачными крыльями. Глаза у живых экземпляров зеленые или пурпурные.

Распространены в Голарктике, Афротропической и Ориентальной областях. Небольшое семейство, в мировой фауне описано примерно 50 видов из 3 родов: *Aphaniosoma* Becker, *Chyromyia* Robineau-Desvoidy и *Gymnochiromyia* Hendel. В фауне Палеарктики отмечены 33 вида. В России встречаются 10-15 видов. В ископаемом состоянии известны с границы эоцена/олигоцена.

Мухи – ксерофилы, держатся на сухих лугах, песках, дюнах, солончаках, на побережье морей. Осенью иногда попадаются на окнах помещений и в пещерах. В массе вылавливаются на цветущих тамарисках, нитрарии и других солянках. Некоторые виды выводились из гнезд птиц, нор млекопитающих, из трухи в дуплах деревьев, гниющей древесины, навоза, однако преимагинальные стадии не описаны.

Clusiidae Johnson, 1913

Мелкие или среднего размера (2-7 мм) мухи с удлиненным телом желтой или черной окраски. Крылья обычно с темными пятнами.

Распространены всесветно, в мировой фауне описано более 200 видов из 25 родов, причем большинство видов найдено в Неотропической области. В Палеарктике встречаются 9 родов с 20 видами: *Clusia* Haliday, *Amuroclusia* Mamaev, *Sobarocephala* Czerny, *Burmanochorea* Frey, *Hendelia* Czerny, *Clusiodes* Coquillett, *Paraclusia* Czerny, *Allometopon* Kertész, *Hemeromeringia* Czerny. В фауне России известны 10 видов. Ископаемые описаны из балтийского янтаря (граница эоцена – олигоцена).

Мухи ловятся обычно в лесу, держатся у мертвых деревьев, иногда встречаются на окнах. Личинки живут в гниющей древесине, под корой деревьев, некоторые – в галереях термитов. По-видимому, питаются микроорганизмами, развивающимися в этих средах.

* Cnemospathidae Enderlein, 1938

Небольшое монотипическое семейство из серии Acalyptratae с трасантарктическим распространением. Единственный род (*Prosopantrum* Enderlein) представлен 1 видом (*P. flavifrons* Tonnoir et Malloch) в Новой Зеландии (в Южную Африку завезен, также периодически ловится на берегу моря в Англии) и 12 видами в Южной Америке. Рассматриваются иногда как триба Cnemospathidini в семействе Heleomyzidae.

Coelopidae Hendel, 1910

(kelp flies)

Коренастые мухи среднего размера (3.5-9 мм длиной), черной или серой окраски с уплощенной грудью, маленькими глазами и широкими щеками.

Распространены во всех зоогеографических областях, кроме Ориентальной и Неотропической. Обитают преимущественно в холодных и умеренных широтах. На севере доходят до Шпицбергена. В мировой фауне описано около 30 видов из 9 родов. Более половины видов мировой фауны известны из Австралии (наиболее богатая фауна – на Тасмании) и Новой Зеландии. В России найдены 5 видов. В ископаемом состоянии не найдены.

Мухи держатся обычно на морских берегах, личинки живут в выброшенных гниющих водорослях. Личинки *Coelopa* группы *frigida* используют животную пищу (рыба, крабы), иногда их находят в трупах позвоночных животных. Мухи привлекаются ароматическими веществами, особенно трихлорэтиленом, и могут залетать в больницы, химические лаборатории, парфюмерные магазины. *Coelopa frigida* Fabricius и *C. pallipes* Haliday успешно разводятся на искусственных средах в лаборатории и используются как объект

генетических исследований. По некоторым данным пищей личинок служат микробактериальные пленки, развивающиеся на гниющем субстрате.

Coenomyiidae Westwood, 1838 (рис. 36, *4*)

Крупные мухи (8-22 мм) с широким телом и обычно уплощенным или удлиненным брюшком. У самцов глаза голоптические.

Обитают в Голарктике и Ориентальной области. Всего известно в мировой фауне 6 родов и 29 видов; из них 4 рода (*Anacanthaspis* von Röder, *Arthropeas* Loew, *Coenomyia* Latreille, *Odontosabula* Matsumura) и 11 видов отмечены в фауне России, преимущественно на юге Дальнего Востока. Только *Coenomyia ferruginea* Scopoli встречается в Европе. Ископаемые неизвестны. Многие авторы рассматривают их в составе семейства Xylophagidae.

Мухи встречаются во влажных лесах, обычно сидят на листьях деревьев, активны даже во время дождя. Личинки развиваются в богатых гумусом верхних слоях почвы или в гнилой древесине; хищники.

Conopidae Latreille, 1802 – большеголовки (рис. 44, *1-3*)

Средних размеров или крупные мухи (2.5-20 мм), обычно с удлиненным телом и длинным, иногда коленчато сложенным хоботком. Тело часто яркой черной с желтым окраски, некоторые сходны с пчелами и осами.

Распространены всесветно, в мировой фауне описано более 800 видов из 47 родов. В Палеарктике известны 172 вида из 20 родов. В фауне России – 75-80 видов. Ископаемые (2 вида) описаны из балтийского янтаря и эоценовых отложений Северной Америки.

Имаго – хорошие летуны, гелиофилы, держатся на цветущих растениях или около гнезд общественных перепончатокрылых. Мухи известны как опылители многих растений. Личинки – внутренние паразиты жалящих перепончатокрылых (Aculeata), редко Orthoptera, в том числе кладок яиц Dictyoptera, и некоторых высших двукрылых. Яйца откладываются в брюшко хозяина, и в каждом хозяине развивается одна личинка, которая окукливается в его брюшке и зимует в теле мертвого хозяина. Практическое значение в сельском хозяйстве имеют конопиды – паразиты пчелы-мегахилы, разводимой для опыления культивируемых бобовых. Виды, нападающие на медоносную пчелу (например, *Physocephala vitttata* Fabricius), могут уменьшать число рабочих особей в улье.

Corethrellidae Edward, 1932

Мелкие комары (1.3-2.5 мм) с серым, коричневым или черноватым телом. Глаза разделены у обоих полов. Антенны с крупным педицелем и 13 флагелломерами. Комары внешне сходны с Culicidae. Иногда включаются как подсемейство в Chaoboridae.

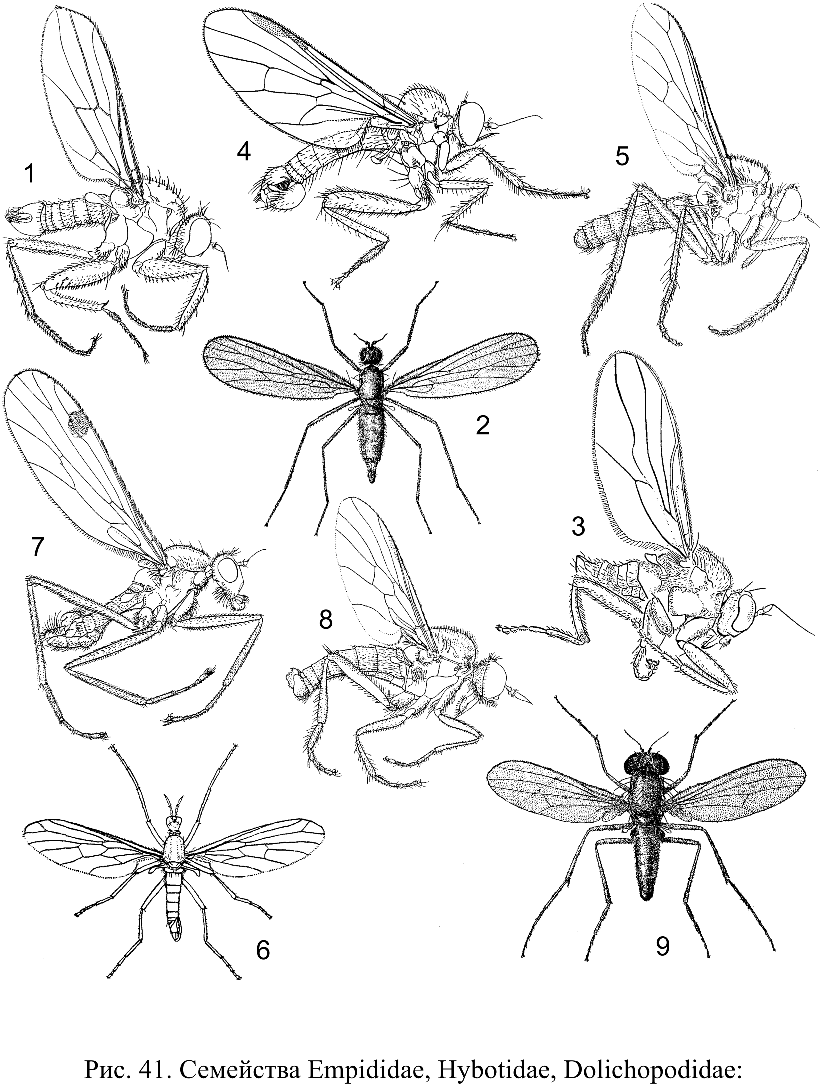


Рис. 41. Семейства Empididae, Hybotidae, Dolichopodidae:

1-4 – Hybotidae: *1* – *Platypalpus agilis* Meigen, *2* – *Atalanta astigmatica* Stackelberg, *3* – *Crossopalpus curvinervis* Zetterstedt; *4* – *Hybos culiciformis* Fabricius; *5-8* – Empididae: *5* – *Empis livida* Linnaeus, *6* – *E. trigramma* Wiedemann, *7* – *Wiedemannia bisigma* Curtis, *8* – *Rhamphomyia sulcata* Meigen; *9* – Dolichopodidae: *Medetera media* Parent.

2, 9 – по: Штакельберг, 1937; 3 – по: Ковалев, 1972.

Распространены всесветно. Включают 1 род *Corethrella* Coquillett с 62 видами в мировой фауне, большинство видов распространено в тропиках. В Палеарктике известны только на южных окраинах, в Японии и Южной Аравии. Ископаемые описаны из доминиканского янтаря (олигоцен/миоцен).

Самки имеют колющий ротовой аппарат и питаются кровью бесхвостых амфибий рода *Hyla*; их привлекают звуки, издаваемые самцами лягушек. Личинки водные, предпочитают развиваться в небольших водоемах типа изолированных заливчиков или в воде, скапливающейся в черешках листьев, в стеблях и т.п. Личинки – планктонные хищники.

Cramptonomyiidae Hennig, 1969

Довольно крупные комары (тело более 10 мм длиной) с удлиненным телом и длинными ногами.

Маленькое реликтовое семейство, содержит 3 монотипических рода; из них *Haruka* Okada и *Pergratospes* Krivosheina et Mamaev встречаются в Палеарктике, и только 1 вид (*P. holoptica* Krivosheina et Mamaev) известен из России, отмечен на юге Дальнего Востока. Рассматриваются иногда как подсемейство в Pachyneuridae.

Имаго летают рано весной в лесах. Личинки – ксилофаги, живут под корой лиственных деревьев и в наружных слоях древесины.

Cremifaniidae McAlpine, 1963

Небольшие мухи (1.5-2.5 мм) серой окраски; субкостальная жилка без перерывов, полная; субкостальная ячейка крыла затемнена.

Небольшое семейство с 1 голарктическим родом – *Cremifania* Czerny, в Палеарктике 1 вид – *C. nigrocellulata* Czerny.

Мухи редки, обитают в лесах. Личинки – хищники хермесов *Pineus pini* на хвойных породах.

Cryptochetidae Brues et Melander, 1932

Небольшие мухи (2-4 мм) с коренастым черным блестящим телом. Первый флагелломер без аристы.

Небольшое семейство с 1 родом *Cryptochetum* Rondani и 200 видами в мировой фауне, исходно распространенными только в восточном полушарии. Большинство видов обитает в Ориентальной и Афротропической областях. В Америку были завезены как агенты биологического контроля. В Палеарктике известны 4 вида, в России пока найден только *Cryptochetum smaragdinum* Seguy, на юге Дальнего Востока. Ископаемые (1 род и 1 вид) описаны из балтийского янтаря. Сюда же отнесен австралийский род *Librella* McAlpine, но у него имеется ариста.

Мухи встречаются довольно редко, некоторые виды привлекаются выделениями глаз человека и, вероятно, млекопитающих животных. В этих случаях их иногда можно наблюдать в массе. Личинки – внутренние паразиты примитивных червецов подсемейства Monophlobenae из семейства Margarodidae. Яйца откладываются в тело хозяина. Мухи имеют прокалывающий яйцеклад. Личинки развиваются как единичные или множественные паразиты. Мухи ползают среди колоний червецов и питаются медвяной росой. Австралийский вид *Cryptochaetum iceryae* Williston используется для биологической борьбы с желобчатым червецом *Jceria purchasi* Maskell – вредителем цитрусовых. Он был завезен в разные страны, но успешно акклиматизировался только в Чили.

*Ctenostylidae Bigot, 1882

Небольшое семейство акалиптратных двукрылых, включающее 5 родов, распространенных в Южной и Центральной Америке. Мухи имеют редуцированный ротовой аппарат, лишены простых глазков; у самок ариста сложно разветвлена. Самки живородящие. По отсутствию простых глазков сближались с Pyrgotidae. Положение в системе неясно, предварительно включаются в Tephritioidea.

Culicidae Meigen, 1818 – настоящие, или кровососущие комары (рис. 35, *1*) *(mosquitoes)*

От мелких до средней величины комаров (5-15 мм) с длинным хоботком и ногами. Самцы с перистыми антеннами. Крылья, ноги и тело частично покрыты чешуйками.

Распространены всесветно, в мировой фауне более 3000 видов. В Палеарктике обитают 202 вида. В фауне России найдены 106 видов. Ископаемые известны из верхнего мела (канадский янтарь).

Самцы питаются растительными соками; самки преобладающего большинства видов сосут кровь позвоночных животных: птиц и млекопитающих, в том числе человека. Личинки водные, развиваются в стоячих и медленно текучих водах, иногда в солоноватых водах, а также в таких специфических водоемах, как дупла деревьев, затопленные подвалы домов, сточные воды. Личинки питаются водорослями, детритом, собирают пищу с поверхности воды или соскабливают с субстрата.

Эпидемиологическое значение комаров огромно. Они – назойливые кровососы и переносчики многих болезней человека и животных: малярии, желтой лихорадки, лихорадки деньге, филяриозов, энцефаломиелитов и др. Так называемый „подвальный комар" *Culex pipiens pipiens* forma *molestus* развивается круглый год в подвалах и залетает в квартиры, где кусает людей даже в

течение зимы. В России распространен на север до Мурманска. В статьях, переведенных с английского, часто пишут о москитах, не переводя, а только транслитерируя английское название этих насекомых. Например, широко используется название „противомоскитная сетка", хотя правильнее называть „противокомариная сетка". В русской научной литературе слово „москиты" используется для других мелких кровососущих двукрылых семейства Phlebotomidae.

Curtonotidae Enderlein, 1914

Мухи от мелких до средних размеров (3-10 мм) с коренастым телом коричневато-желтой окраски, с длинно опушенной аристой и заметными шипиками по костальному краю крыла.

В мировой фауне известно около 50 видов из 3 родов в основном в тропических и субтропических районах. В Палеарктике достоверно встречается только *Curtonotum anus* Meigen, найденный также в России. Ископаемые представители известны из олигоценовых отложений во Франции.

Имаго встречаются в лесах. Место развития палеарктического *C. anus* Meigen, встречающегося на Дальнем Востоке, неизвестно. Другие виды выводились их экскрементов человека, гнезд птиц и загнивающих яйцекладок пустынной саранчи *Schistocerca gregaria*.

*Cuterebridae Brauer, 1887

(rodent bot flies, rabbit bot flies)

Небольшое семейство: описаны 83 вида из 6 родов, известны только из западного полушария, где большинство видов обитает в Неотропической области. В ископаемом состоянии род *Cuterebra* Clark известен с эоцена.

Личинки – паразитические, подкожные паразиты млекопитающих. В основном живут в коже грызунов и зайцеобразных, но иногда могут заражать домашний скот и человека. *Dermatobia hominis* Linnaeus в тропиках Южной Америки часто заражает людей.

Cylindrotomidae Schiner, 1863

Крупные комары (11-16 мм) с длинными брюшком и ногами. На дорсальной стороне груди – *V*-образный углубленный шов.

В мировой фауне известно около 70 видов, принадлежащих к 10 родам. Встречаются почти во всех зоогеографических областях, исключая Афротропическую. В Палеарктике известны 25 видов из 6 родов. В фауне России найдены 7 видов из родов *Cylindrotoma* Macquart, *Diogma* Edwards, *Phalacrocera* Schiner, *Triogma* Schiner. Ископаемые известны только с третичного времени (граница палеоцена – эоцена).

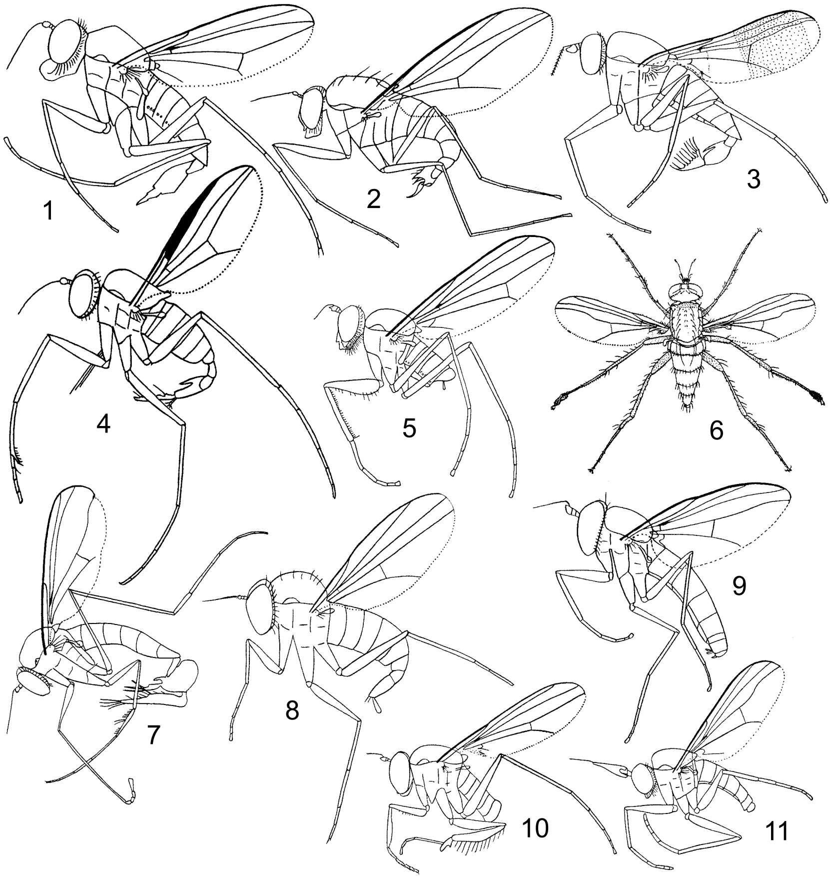


Рис. 42. Семейство Dolichopodidae:

1 – Medetera diadema Linnaeus, *2 – Cyrturella albosetosa* Strobl, *3 – Poecilobothrus nobilitatus* Linnaeus, *4 – Dolichophorus kerteszi* Lichtward, *5 – Hydrophorus balticus* Meigen, *6 – Dolichopus popularis* Wiedemann, *7 – Oncopigius distans* Loew, *8 – Thrypticus bellus* Loew, *9 – Argyra leucocephala* Meigen, *10 – Campsicnemus scambus* Fallén, *11 – Syntormon pallipes* Fabricius.

Комары встречаются в основном у воды и во влажных местах, медленно летают или сидят на растениях. Личинки – фитофаги, питаются открыто на околоводных, полуводных или водных мхах в кислых водоемах, некоторые – на листьях сухопутных растений (Stellaria, Anemone). Обитающие на сухопутных растениях личинки сходны по внешнему виду с гусеницами бабочек, они зеленоватой или коричневатой окраски, иногда с короткими или длинны-

ми нитевидными выростами вдоль всего тела. Личинки *Triogma trisulcata* Schummel могут повреждать корни риса в посевах.

* Cypselostomatidae Hendel, 1931

Очень небольшое семейство, рассматривается иногда как подсемейство в семействе Pseudopomyzidae. Рецентные представители (2 рода и 6 видов) известны только из южных частей Юго-Восточной Азии и Австралии. Ископаемые описаны из северного полушария, из балтийского янтаря (эоцен/олигоцен). По-видимому, близки к Pseudopomyzidae.

Некоторые виды обитают в глубине пещер, где большая влажность. Личинки развиваются, по-видимому, в помете летучих мышей; другие виды были найдены вне пещер, на гниющих бананах.

Deuterophlebiidae Edwards, 1922

(montain midges)

Небольшие комары (1.5-4 мм) с темноокрашенным телом и большими широкими опалесцирующими крыльями с веерообразным вторичным жилкованием. Ротовые органы неразвиты. Самцы имеют очень длинные антенны, превышающие в 2.5-5 раз длину тела.

Близки к Blephariceridae. Семейство включает единственный род *Deuterophlebia* Edwards с 12-15 видами в мировой фауне. Распространены преимущественно в Голарктике. В азиатской части Палеарктики, в Монголии, Корее и Японии встречаются 4 вида. В Гималаях обитают 3 вида. В России *D. sajanica* Jedlmka et Halgoљ найден на Сихотэ-Алине, Алтае, в Саянах и других горных районах. Ископаемые неизвестны.

Встречаются в горных районах у быстро текущих ручьев и рек. Комары живут очень короткое время, измеряемое часами, не питаются. Вылетают они через 2 часа после захода солнца. Самки откладывают 100-150 яиц. Яйца зеленые, около 0.3 мм длиной. Личинки водные, живут в горах, в холодных быстро текущих водах, на глубине от 1 см до 1 м от поверхности при скорости течения от 0.2 до 4 м/с. Предпочитают гладкие камни, к которым прикрепляются присосками нижней стороны тела. Питаются микроскопическими частицами. Личинки проходят 4 возраста и окукливаются в воде. Куколки также прикреплены присосками к поверхности камней. Зимуют в стадии яйца.

Diadocidiidae Winnertz, 1863

Мелкие комары с желтовато-коричневым телом и серыми крыльями, на которых имеется средняя и задняя поперечные жилки.

В мировой фауне – 3 рода. Из них *Diadocidia* Ruthe широко распространен, а 2 другие известны только из Южной Америки. В Палеарктике встреча-

ются 5 видов рода *Diadocidia*, в России – 3 вида. Часть систематиков рассматривает в пределах семейства только род *Diadocidia*. Ископаемые известны с границы эоцена – олигоцена.

Комары встречаются во влажных тенистых лесах, концентрируются у деревьев с дуплами, вблизи скоплений мертвой древесины или держатся в дуплах. Личинки – мицетофаги, живут на поверхности мицелиальных пленок, покрывающих гниющую древесину, пронизанную мицелием грибов. Личинки строят шелковистые трубочки из секрета слюнных желез. Окукливаются на поверхности субстрата, куколки помещаются внутри белых шелковистых коконов.

Diastatidae Hendel, 1917

Мелкие мухи с телом 2-4 мм обычно серой окраски; крылья часто пятнистые; костальная жилка усажена мелкими шипиками.

Распространены всесветно, кроме Австралии. В мировой фауне известно более 30 видов, преимущественно в Голарктике. В фауне Палеарктики отмечен только 1 род *Diastata* Meigen с 10 видами, все известны из России. Ископаемые описаны из балтийского янтаря (эоцен/олигоцен). Иногда род *Diastata* Meigen включают в семейство Ephydridae.

Мухи встречаются в лесах, среди кустарников, по краям болот. Самцы вибрируют крыльями, подобно Otitidae. Личинки обитают в различных растительных остатках, но точные данные о питании отсутствуют.

Diopsidae Billberg, 1820 (рис. 44, *12*, *13*)

(stalk-eyed flies)

Мухи с широко расставленными глазами (у палеарктических видов) или глазами на длинных боковых выростах головы (стебельках у тропических видов). Палеарктические виды небольшие (3-4 мм), темно окрашены.

Распространены в тропиках только Старого света, и единичные виды встречаются в Голарктике. Неизвестны из Австралии и Неотропической области. В мировой фауне описано более 150 видов из 15 родов. В Голарктике встречается только род *Sphyracephala* Say. В Палеарктике обитают 3 вида: недавно найденный в Венгрии *S. europaea* Papp et Foldvari, в Закавказье – *S. babadjanidesi* Zaitzev и на Дальнем Востоке (в том числе и в России на юге Приморского края) – *S. nigrimana* Loew. Из Афротропической области на юг Алжира заходит также *S. beccarii* Rondani. Ископаемые известны с границы эоцена – олигоцена, описаны из балтийского янтаря.

Мухи держатся во влажных местах, по берегам потоков среди травы, иногда попадаются в огромном количестве. Палеарктические виды в стадии личинки – вероятно, сапрофаги, питаются отмирающими растительными тка-

нями. В тропиках известны сапрофаги, факультативные фитофаги и истинные фитофаги. Некоторые виды в тропиках вредят растениям: рису, кукурузе, сахарному тростнику.

Ditomyiidae Keilin, 1919

Небольшие комары с желтовато-коричневым телом и опушеными глазами. На нотуме обычно 4 продольные темные перевязи, переднеспинка с крепкими щетинками.

В мировой фауне описано около 100 видов, относящихся к 8 родам. Распространены преимущественно в южном полушарии (Австралийская и Неотропическая области), неизвестны в Афротропической области. В Палеарктике обитает 12-13 видов из 3 родов: *Asioditomyia* Saigusa, *Ditomyia* Winnertz, *Symmerus* Walker. В России найдены 10 видов. Ископаемые известны из эоценовых отложений Австралии.

Комары встречаются во влажных тенистых лесах, у гниющих деревьев, часто по берегам лесных ручьев. Большинство видов связано с лиственными лесами. Личинки развиваются в гниющей, пронизанной мицелием древесине лиственных пород (*Symmerus* Walker) или в твердых плодовых телах полипоровых дереворазрушающих грибов, где они делают галереи (*Asioditomyia* Saigusa и *Ditomyia* Winnertz). Окукливаются внутри субстрата, в котором развивалась личинка.

Dixidae Schiner, 1862 – земноводные комары
(meniscus midges)

Небольшие комары с тонким телом (до 5 мм длиной), похожие на кровососущих комаров, но не имеющие чешуек на теле и крыльях.

Распространены всесветно. В мировой фауне известно около 200 видов, преимущественно из Голарктики. В Палеарктике широко распространены. Известны 60 видов из 2 родов: *Dixa* Meigen и *Dixella* Dyard et Shannon. В России найдены 7 видов. Ископаемые известны из нижнего мела.

Комары держатся около воды, в период спаривания образуют рои. Комары не питаются. Яйца откладываются на поверхность воды. Личинки водные, развиваются в стоячих (*Dixella* Dyard et Shaennon) или медленно текучих водах (*Dixa* Meigen), держатся на поверхности, в покое принимают *U*-образную форму; при этом голова и задний конец тела находятся в воде, а остальная часть тела – в воздухе. Личинки держатся обычно вблизи растений, скоплений листьев или древесины, питаются микроскопическими организмами и мелкими органическими частицами, захватывая их щетками верхней губы.

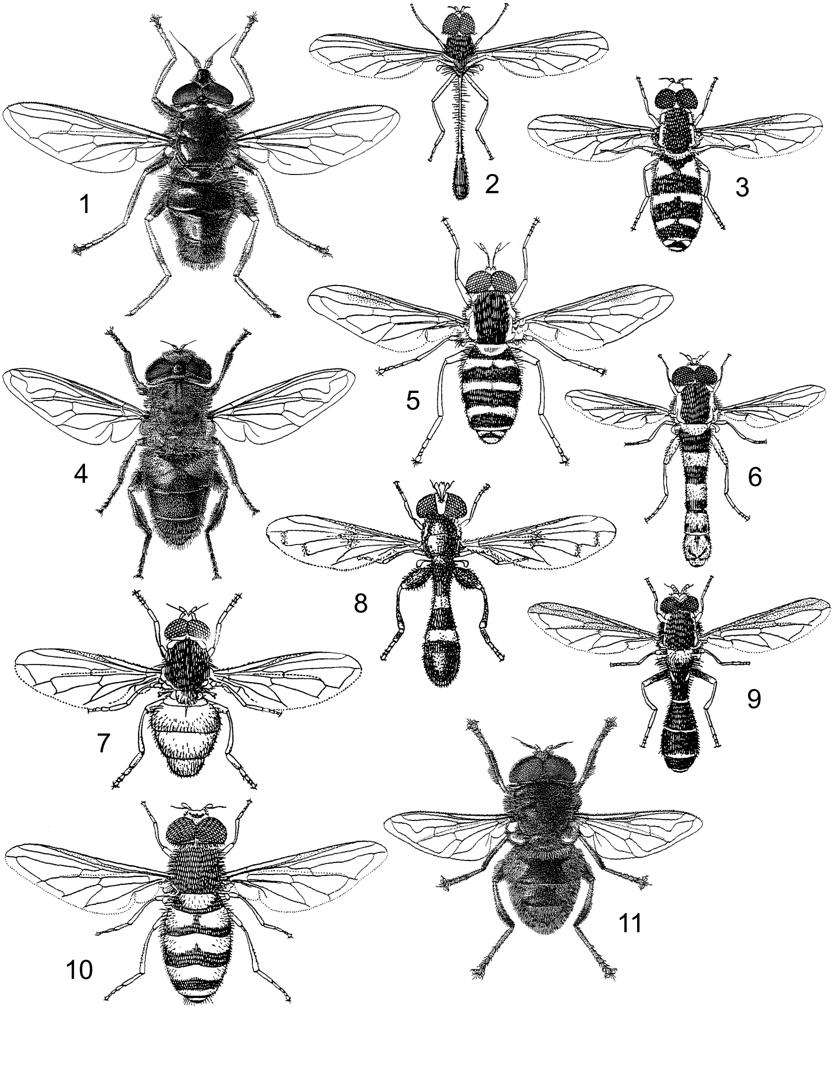


Рис. 43. Семейство мухи-журчалки Syrphidae:

1 – Blera nitens Stackelberg, *2 – Baccha elongata* Fabricius, *3 – Xanthogramma pedisequum* Harris, *4 – Eristalis tenax* Linnaeus, *5 – Chysotoxum arcuatum* Linnaeus, *6 – Sphaerophoria scripta* Linnaeus, *7 – Brachyopa bicolor* Fallén, *8 – Neoascia podagrica* Fabricius, *9 – Doros profuges* Harris, *10 – Syrphus ribesii* Linnaeus, *11 – Eoeristalis intricarius* Linnaeus.

Dolichopodidae Latreille, 1809 – мухи-зеленушки (рис. 42; 49, *9*)

(long-legged flies)

Мелкие или средних размеров мухи (длина тела 1-12 мм), окраска металлически-зеленая с бронзовым или фиолетовым отливом, реже черная или желтая. У самцов часто крупный гипопигий и ноги в длинных щетинках или с выростами.

Огромное семейство: описано более 5200 современных видов из 168 родов. Более половины видов встречаются в Голарктике. В фауне России – не менее 500 видов. Ископаемые известны из верхнего мела (сантониан), весьма многочисленны в более поздних янтарях.

Мухи встречаются вблизи воды, на лугах, в лесах, где ассоциированы со стволами деревьев. Некоторые *Hydrophorus* Fallén бегают по воде, как клопы-водомерки. Виды родов *Medetera* Fischer von Waldheim, *Systenus* Loew, *Neurigona* Rondani держатся на стволах деревьев. Мухи – хищники, питаются мелкими беспозвоночными с мягкими покровами: олигохетами, пауками, клещами, личинками и яйцами насекомых. Немногие посещают цветы и питаются нектаром. Личинки живут разных средах, чаще во влажной почве, песке, иле, среди мхов, в гниющей древесине. Немногие личинки – водные или полуводные (Hemerodromyiinae и Clinocerinae), некоторые живут в выбросах морских водорослей, хищничают на *Balanus* (*Aphrosylus* Walker). Личинки – преимущественно хищники, исключение представляют *Thrypticus* Gerstaeker. В этом роде личинки – фитофаги, минируют листья околоводных злаков, осоковых, ситниковых (Phragmites, Scirpus и др.). Личинки *Medetera* Meigen живут в ходах короедов; личинки *Neurogona* Rondani живут в почве, под листьями в березовых лесах; личинки *Systenus* Loew – в древесных грибах, в вытекающем соке деревьев. Личинки *Sciapus* Zeller – хищники в яйцевых кубышках саранчевых. Окукливаются личинки в местах питания, в коконе из песка или частичек древесины.

Drosophilidae Rondani, 1856 – плодовые мушки (рис. 45, *12*, *13*)

Мелкие мушки (длина тела 1-5 мм) желтой или темно-бурой окраски, редко черные. Часто у живых экземпляров глаза красные. Крылья прозрачные без рисунка.

Распространены всесветно. Одно из самых богатых видами семейств группы Acalyptratae. В мировой фауне описано около 3000 видов, более половины принадлежат к роду *Drosophila* Meigen. В Палеарктике известны 304 вида из 19 родов. Очень богата фауна в тропиках. В России встречается 200-230 видов. Ископаемые описаны из третичных янтарей Южной Америки, Мексики и балтийского янтаря (граница эоцена – олигоцена).

Мухи живут в лесах, часто держатся возле спелых фруктов, грибов, привлекаются гниющими и ферментирующими субстратами. Некоторые (*Amiota* Loew) кружатся около глаз человека и животных и потребляют выделения слезных желез. Личинки живут во многих гниющих субстратах, питаются микроорганизмами (дрожжами и другими), развивающимися в этих средах. Они обитают в гниющих фруктах, грибах, древесине, вытекающем соке деревьев. Личинки могут развиваться в средах с высоким содержанием этанола. Многие виды *Scaptomyza* Meigen минируют стебли и листья различных растений из бобовых, маревых, капустных; некоторые из них (как *Scaptomyza flava* Fallén) вредят сельскохозяйственным растениям. Ряд тропических видов развивается в цветках. Некоторые виды *Cacoxenus* Loew живут в гнездах общественных ос, питаясь запасами пищи, но могут уничтожать личинок. Личинки *Acletoxenus formosus* Loew – хищники белокрылок (Aleurodidae), а личинки *Cacoxenus perspicax* Knab хищничают на червецах. Личинки 3 африканских видов *Drosophila* живут в воде, питаясь яйцами и личинками мошек и хирономид.

Наиболее богатая фауна Drosophilidae известна на Гавайских островах, откуда описано более 700 эндемичных видов. Это – самое богатое по видовому разнообразию семейство в фауне островов. Дрозофилиды в экосистемах островов занимают самые разнообразные экологические ниши.

Ряд видов (*Drosophila funebris* Fabricius, *D. fasciata* Meigen, *D. melanogaster* Meigen и некоторые другие) в массе развиваются на винодельческих и фруктоперерабатывающих предприятиях, в столовых, осенью часто встречаются в домах. Личинки и пупарии *D. funebris* Fabricius и *D. busckii* Coquillett иногда встречаются в немытых молочных бутылках, неплотно закрытых консервных склянках. *Scaptomyza graminum* Fallén и *S. flava* Fallén известны как вредители культурных капустных, мотыльковых и некоторых других растений.

Drosophila melanogaster Meigen и некоторые другие виды рода – известные лабораторные животные, используются в биологических, чаще генетических исследованиях. Многие законы генетики были открыты при изучении этих мушек. Небольшое число хромосом, наличие гигантских политенных хромосом в слюнных железах и других органах личинок, легкость разведения, короткий жизненный цикл делают этих мушек идеальным лабораторным объектом. В лабораториях получены всевозможные мутанты *Drosophila*.

Dryomyzidae Schiner, 1862 (рис. 46, *6*)

Среднего размера (6-12 мм) мухи желтой или бурой окраски с крыльями длиннее тела.

Распространены преимущественно в Голарктике, хотя немногие виды известны из южного полушария. В мировой фауне описаны 3 рода и около 16 видов. В Палеарктике встречаются в основном виды *Dryomyza* Fallén. В фауне России найдены 6 видов этого рода. Ископаемые описаны из балтийского янтаря (граница эоцена – олигоцена).

Встречаются во влажных лесах. Личинки развиваются в гниющих субстратах, включая навоз, трупы, гниющие грибы (особенно грибы рода Phallos с трупным запахом), мертвые моллюски, экскременты и т.п. Такие субстраты заселяются преимущественно в сырых затененных лесах. Некоторые североамериканские и японские виды живут по берегам морей, их личинки развиваются в морских желудях (*Balanus*).

Empididae Latreille, 1804 – толкунчики (рис. 41, *5-8*)
(balloon flies, dance flies)

Мухи от мелких до крупных (1.5-15 мм) размеров, тело преимущественно темно-бурой, реже желтой окраски; характерная особенность – хорошо развитый, направленный вперед или вниз довольно длинный хоботок.

Огромное семейство; распространены всесветно; в мировой фауне – около 3000 видов. В основном приурочены к северным регионам и горам. В Палеарктике известно свыше 1000 видов из 28 родов; наибольшее число видов относится к родам *Hilara* Meigen, *Empis* Linnaeus, *Rhamphomyia* Meigen. В России обитает не менее 600 видов. Ископаемые многочисленны и разнообразны в янтарях, впервые отмечены в среднеюрских отложениях.

Имаго держатся в лесах, на лугах, некоторые у воды; хищники, питаются насекомыми, но некоторые встречаются на цветах и могут потреблять нектар. Образуют рои, в которых происходит спаривание. Самец предлагает самке жертву – пойманных насекомых, иногда неживые объекты, покрытые паутинкой. Личинки – хищники, живут в почве, подстилке, гниющей древесине; некоторые – полуводные или водные. Питаются личинки мелкими беспозвоночными, чаще личинками насекомых, в том числе двукрылых. Водные эмпидиды уничтожают личинок мошек и хирономид.

Ephydridae Zetterstedt, 1837 – мухи-береговушки (рис. 46, *9*, *10*)
(shore flies)

Мелкие, реже среднего размера (0.5-10 мм) мухи, в основном темной окраски. Крылья часто пятнистые. Лицо обычно выпуклое, и субкраниальная полость очень большая.

Распространены всесветно, в мировой фауне – более 1500 видов. В Палеарктике – более 500 видов. В фауне России – не менее 200 видов. Ископаемые известны с эоцена/олигоцена.

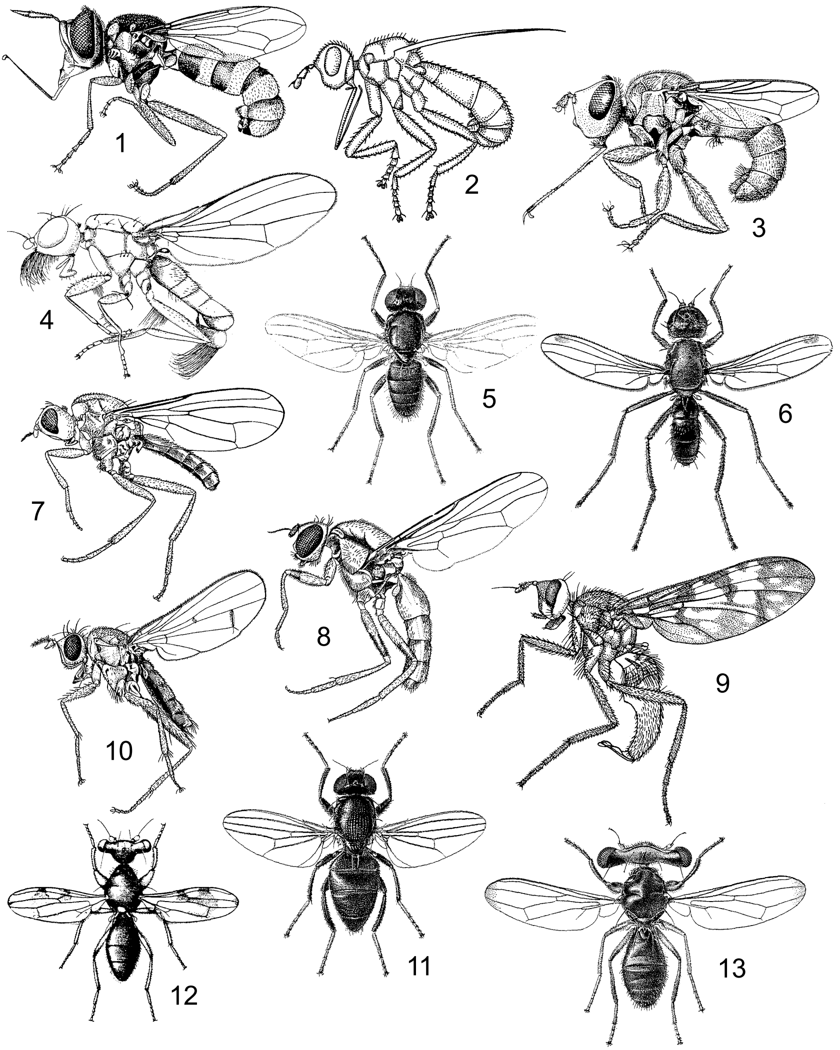


Рис. 44. Семейства Conopidae, Piophilidae, Sepsidae, Psilidae, Pyrgotidae, Sciomyzidae, Milichiidae, Diopsidae:

1-3 – Conopidae: *1 – Conops quadrifasciatus* De Geer, *2 – Thecophora atra* Fabricius, *3 – Sicus ferrugineus* Linnaeus; *4*, *5* – Piophilidae: *4 – Amphipogon flavus* Zetterstedt, *5 – Piophila casei* Linnaeus; *6* – Sepsidae: *Sepsis cynipsea* Linnaeus; *7*, *8* – Psilidae: *7 – Psila merdaria* Collin, *8 – Chyliza fuscipennis* Robineau-Desvoidy; *9* – Pyrgotidae: *Pyrgota coarctata* Waga; *10* – Sciomyzidae: *Tetanocera hyalipennis* von Roser; *11* – Milichiidae: *Madiza glabra* Meigen; *12*, *13* – Diopsidae: *12 – Sphyracephala nigrimana* Loew, *13 – S. babadjanidesi* Zaitzev. *12 – по: Штакельберг, 1953; 13 – по: Штакельберг, 1958.*

Мухи держатся преимущественно по берегам водоемов, на иле, на камнях; некоторые (виды *Ephydra* Fallén) могут бегать по поверхностной пленке воды. Питаются имаго микроорганизмами, мелкими водорослями (диатомовыми и другими) и цианобактериями, которые они отфильтровывают из полужидкой среды. Немногие (*Ochthera* Latreille) – хищники, ловящие с помощью видоизмененных передних ног мелких насекомых. Личинки преимущественно водные или живут в иле по берегам водоемов. Заселяют разные водоемы (в том числе горячие источники), серные и сильно минерализованные воды, могут развиваться при температуре воды до 50 °С. Встречаются в таких необычных местах, как нефтяные лужи, питаясь попадающими туда насекомыми. Иногда размножаются в водоемах в огромных количествах и служат пищей водным птицам. Личинки и пупарии одного из видов *Ephydra*, скапливающиеся в массе по берегам водоемов, американские индейцы ранее употребляли в пищу. Личинки *Notiphila* Fallén и близких родов живут в иле на дне водоемов и используют для дыхания кислород из сосудов растущих в воде растений, протыкая их шиповидными задними дыхальцами. Некоторые растительноядные личинки (*Hydrellia* Robineau-Desvoidy) минируют листья, в основном околоводных растений. Немногие личинки – хищники в кладках яиц пауков (*Trimerina madizans* Fallén), саранчевых (африканский вид *Actocetor marginatus* Wiedemann). Некоторые развиваются в мертвых моллюсках (например, очень обычный по берегам морей и соленых озер *Hecamede albicams* Meigen, также *Discomyza incurva* Fallén), трупах других животных, выбросах водорослей.

Ячменный минер *Hydrellia griseola* Fallén – серьезный вредитель культурных злаков (риса, ячменя), минирует листья этих растений. Посевам сахарной свеклы могут вредить личинки *Psilopa leucostoma* Meigen и виды *Clanoneurum* Becker, минируя листья. Последний вид развивается только на ирригируемых сильно засоленных почвах. Немногие виды *Ephydra* в массе встречаются в рисовых чеках, но не вредят. Личинки *Teichomyza fusca* Macquart (вида, развезенного по всему свету) живут в сточных водах, жидких экскрементах, могут обитать в дренажных трубах и при массовом размножении засорять их.

* Eurychoromyiidae Hendel, 1910

Небольшое семейство из серии Acalyptratae, включающее 2 рода; обитают в Боливии, Чили и Австралии. Семейство сближают с Lauxaniidae и Chamaemyiidae. Образ жизни личинок неизвестен.

* Exeretoneuridae Nagatomi et Iwata, 1976

Маленькое семейство, включающее только 1 род *Exeretonevra* Macquart с 4 видами, обитающими в Австралии и Тасмании. Относятся к Brachycera-Orthorrhapha. В ископаемом состоянии неизвестны.

Мухи встречаются на вайях папоротников или на стеблях иных растений, летают плохо. Места развития преимагинальных стадий неизвестны.

Fanniidae Schnabl, 1911 – фаннии (рис. 46, *2*)

Средних размеров (4-7 мм) темно окрашенные мухи с прозрачными крыльями.

Распространены преимущественно в Голарктике. В мировой фауне известны 265 видов из 4 родов; в фауне Палеарктики встречаются немногим более 100 видов из 3 родов, из которых наиболее обширный род – *Fannia* Robineau-Desvoidy. В России обитают 40 видов. Ископаемые известны только из голоцена. В литературе сообщалось, что найденный в балтийском янтаре экземпляр не отличается от ныне живущей *Fanniia scalaris* Fabricius, однако дальнейшие исследования этого экземпляра показали, что это – рецентный вид, заключенный в канадский бальзам (Ross, 1993). Работа Хеннига с описанием этого инклюза была опубликована 1 апреля (Hennig, 1966)!

Мухи держатся в лесах и кустарниках, реже на открытых местах, на болотах; немногие – синантропы. Для самцов характерно роение. Личинки – сапрофаги, развиваются в гниющих субстратах растительного происхождения, иногда в грибах, древесном детрите, гнездах птиц, экскрементах, трупах. Некоторые виды имеют медицинское и ветеринарное значение. Малая комнатная муха *Fannia canicularis* Linnaeus (обычный вид в домах) имеет всесветное распространение. Она несколько мельче комнатной мухи. Эти мухи обычно кружатся под лампой и редко садятся. *F. scalaris* Fabricius – обычный синантропный вид в поселках; держатся мухи обычно вне помещений. Личинки развиваются в жидких экскрементах, выгребных ямах. Личинки синантропных видов могут вызывать миийязы кишечного и мочеполового тракта у человека.

* Fergusoninidae Tonnoir, 1937

Небольшое семейство, включающее 1 род *Fergusonina* Malloch, встречается в Австралии, на Филиппинских островах и в Индии. Ранее включались как отдельное подсемейство в Agromyzidae. Всего известны 22 вида, из которых 20 живут только в Австралии. В ископаемом состоянии неизвестны.

Описана симбиотическая связь мух с паразитическими нематодами рода *Fergusobia*. Личинки мух живут в галлах на цветочных и листовых почках, листьях и побегах эвкалиптов и других Myrtaceae. При откладке яиц самка

помещает на растение от 1 до 50 личинок паразитических нематод, которые вызывают образование галлов. Только что вылупившаяся личинка мухи оказывается уже внутри галла. Личинка питается соком, высасываемым из нематод; взрослые личинки потребляют ткани галла. Нематоды дают ряд партеногенетических свободноживущих поколений. Осенью появляются самцы нематод. Перед окукливанием личинки мухи оплодотворенные самки нематод входят в тело личинок только самок мухи, и затем при откладке яиц мухами цикл развития нематод завершается.

Gasterophilidae Girschner, 1896 – желудочные оводы
(рис. 50, *1*, *2*)

Средних размеров или крупные (9-20 мм) мухи, обычно в густом опушении, с сильно редуцированным (до полного отсутствия) ротовым аппаратом. Взрослые оводы не питаются.

Распространены только в восточном полушарии, но некоторые виды из рода *Gasterophilus* Leach (оводы лошадей) развезены по всему свету. В Палеарктике известны 8 видов. В желудке плейстоценового мамонта, найденного на Таймыре в вечной мерзлоте, были обнаружены личинки желудочного овода, описанные как самостоятельный вид *Cobboldia* (*Mammontia*) *russanovi* Grunin. Рецентные виды этого рода развиваются на слонах; наиболее близкий вид – на индийском слоне.

Мухи имеют редуцированный ротовой аппарат и не питаются. Личинки – специфические паразиты, живущие в желудках млекопитающих: непарнокопытных (лошадей, ослов, зебр), слонов и бегемотов. Самки откладывают многочисленные (до 2 тыс.) яйца на кожу или шерсть хозяина вблизи рта, реже на траву (*Gasterophilus pecorum* Fabricius). Личинки 1-го возраста попадают через рот в пищеварительную систему хозяина и живут в желудке или двенадцатиперстной кишке до взрослого состояния. Вместе с экскрементами они попадают на почву, где окукливаются. У лошадей они вызывают серьезные заболевания кишечного тракта. У личинок 1-го возраста в задней части тела образуется так называемое „красное пятно". Это – обильно снабженное трахеями скопление жировых клеток, цитоплазма которых наполнена гемоглобином, синтезируемым самой личинкой. С его помощью личинка обеспечивает себя кислородом в среде кишечного тракта, бедной кислородом.

* Glossinidae Theobald, 1903 – мухи це-це
(tse-tse flies)

Средней величины мухи с длинным прокалывающим (сверлящим) хоботком. Ископаемые известны из олигоцена Северной Америки.

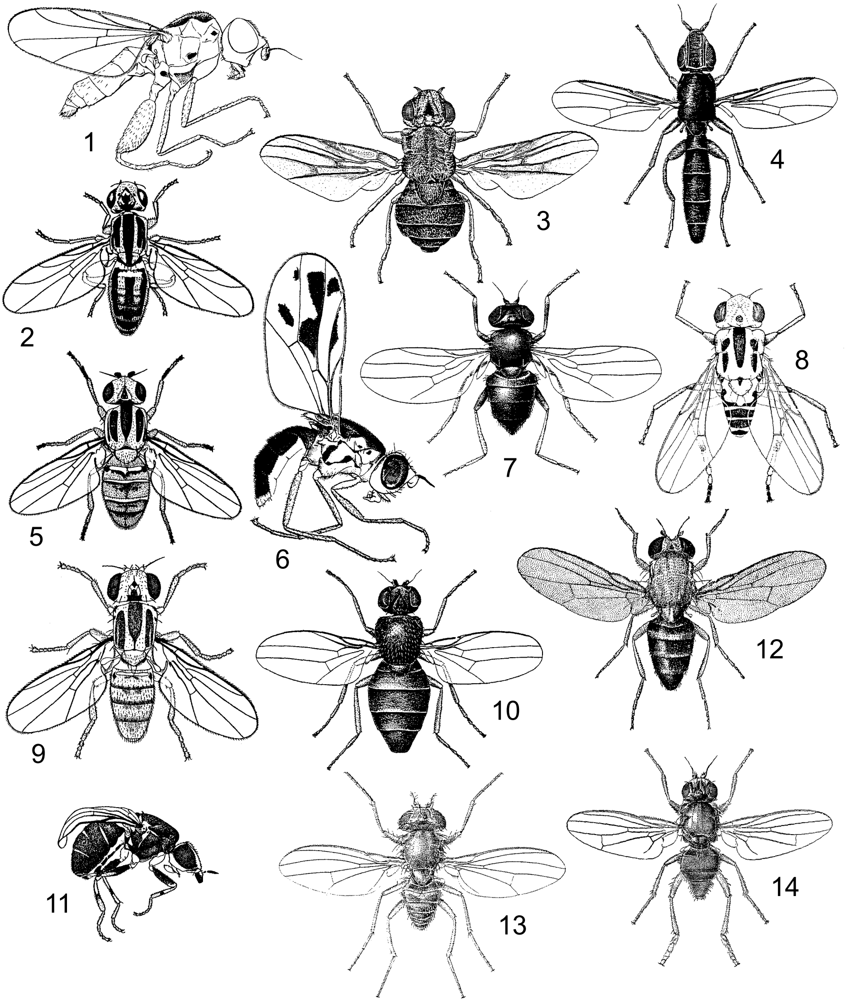


Рис. 45. Семейства Chloropidae, Drosophilidae, Sphaeroceridae:

1-11 – Chloropidae: *1* – *Meromyza fedoseevi* Nartshuk, *2* – *M. nigriventris* Macquart, *3* – *Lipara brevipilosa* Nartshuk, *4* – *Platycephalisca amurensis* Nartshuk, *5* – *Chlorops pumilionis* Bjerkander, *6* – *Gampsocera numerata* Hegeer, *7* – *Oscinella frit* Linnaeus, *8* – *Pseudeurina miscanthi* Nartshuk, *9* – *Lasiosina herpini* Guerin-Meneville, *10* – *Siphunculina aeneae* Macquart, *11* – *Camarota curvipennis* Latreille; *12*, *13* – Drosophilidae: *12* – *Gitona vlasovi* Duda, *13* – *Drosophila funebris* Fabricius; *14* – Sphaeroceridae: *Copromyza equina* Fallén.

1, 3, 4, 6, 8, 10 – по: Нарчук, 1987; 12 – по: Штакельберг, 1937.

Небольшое семейство, включающее только 1 род *Glossina* Wiedemann (разделяемый на 3 подрода) с 22 видами, встречающимися только в Африке и крайнем юго-западе Аравийского полуострова. Мухи кровососущие, сосут кровь людей и позвоночных животных, переносят патогенные трипаносомы, вызывающие сонную болезнь людей и болезнь нагана скота. В ряде мест Африки скотоводство невозможно из-за заболевания скота. Некоторые виды имеют ограниченный набор хозяев (например, нападают только на антилоп), другие не избегают птиц и рептилий.

Самки живородящие; в половых протоках самки развивается одна личинка, которая питается выделениями специальных „молочных" желез. Откладывается полностью закончившая развитие личинка 3-го возраста, и после откладки она немедленно окукливается в земле.

Helcomyzidae Hendel, 1924

Небольшое семейство; известно около 15 видов с антитропическим распространением – известны из Голарктики и субантарктической части Южной Америки. В Голарктике встречается 1 род: *Helcomyza* Curtis. В фауне России найдены 2 вида. В ископаемом состоянии неизвестны.

Мухи встречаются по берегам морей. Личинки развиваются в выбросах морских водорослей.

Heleomyzidae Westwood, 1840

Средних размеров мухи (4-10 мм) желтой или бурой окраски. Крылья прозрачные или с небольшими темными пятнами, по костальной жилке усажены длинными шипиками.

Распространены всесветно (но преобладают в Голарктике) при этом встречаются далеко на север за пределы лесной зоны. Небольшое семейство: в мировой фауне описано немногим более 500 видов. В России – 110-120 видов. Ископаемые известны с эоцена, ряд видов описан из балтийского янтаря и миоценовых сланцев.

Мухи держатся в лесах, среди кустарников, встречаются в пещерах, у входов в норы млекопитающих, попадаются в уборных, особенно в северных регионах. Личинки – сапрофаги, развиваются в гниющих субстратах преимущественно растительного происхождения, навозе, экскрементах, некоторые в грибах (*Suilla* Robineau-Desvoidy и близкие роды), но также в трупах (*Neoleria* Malloch, *Morpholeria* Garret), гнездах птиц. Некоторые виды (особенно на севере) – синантропы. Зимой в пещерах встречаются имаго *Scoliocentra villosa* Meigen и *Oecothea fenestralis* Fallén.

Иногда отдельные роды, обычно включаемые в это семейство, выделяют в обособленные семейства. Это относится как к палеарктическим представи-

телям (семейство Borboropsidae для рода *Borboropsis* Czerny и *Nidomyia* L. Papp), так и к внепалеарктическим (семейства Cnemospathidae и Notomyzidae).

Один из видов (*Suilla lurida* Meigen) повреждает лук и чеснок. Во Франции виды *Suilla* повреждают деликатесные грибы – трюфели.

* Helosciomyzidae Steyskal, 1965

Небольшое семейство: известны только 4 рода, обитающие в Австралии и Новой Зеландии. До недавнего времени рассматривались как подсемейство в Sciomyzidae.

Личинки – сапрофаги или факультативные хищники, были найдены в грибах, трупах птиц, в колониях Homoptera.

Hesperinidae Schiner, 1868

Небольшие комарики с тонким телом темной окраски, длинными антеннами (особенно у самцов) и длинными ногами.

Реликтовое семейство, близкое к Pachineuridae, Cramptonomyiidae и Pleciidae. В семействе – только 1 род *Hesperinus* Walker с 4 видами, встречающимися в Палеарктике, 1 видом в Северной Америке и 1 видом в Южной Америке. В фауне России – 3 вида. В ископаемом состоянии неизвестны.

Комары летают весной в лесах. Личинки – ксилофаги, развиваются в разлагающейся древесине лиственных пород, обычно живут большими скоплениями. Окукливаются в местах питания. Имаго вылетают весной. Одна генерация в году.

Heterocheilidae McAlpine, 1991

Небольшое семейство акалиптратных двукрылых. В фауне России – 1 род *Heterocheila* Rondani с 1 видом *H. buccata* Fallén, который обитает по берегам морей. Мухи с серой грудью и красновато-желтыми головой и брюшком.

Некоторые авторы помещают род *Heterocheila* Rondani в семейства Coelopidae или Helcomyzidae, виды которых – также обычные обитатели берегов морей.

* Heterostomidae Nagatomi, 1977

Коренастые мухи 15-20 мм длиной с телом бурой окраски и затемненными в передней половине крыльями. Флагеллум антенн кольчатый. Включает только 1 род *Heterostomus* Bigot с 1 видом *H. curvipalpis* Bigot, который описан из Чили. Один их наиболее примитивных представителей ныне живущих Brachycera-Orthorrapha. Образ жизни личинок неизвестен.

Hilarimorphidae Williston, 1896

Мелкие мухи (1.8-5 мм) с темным телом в коротком опушении. По последним исследованиям они наиболее близки к Bombyliidae.

Распространены только в Голарктике, встречаются редко. Известен 1 род *Hilarimorpha* Schiner с 27 видами. В России – 2 вида. Ископаемые найдены в средней юре.

Мухи встречаются вблизи воды на растительности, иногда наблюдаются рои из тысяч экземпляров на открытых песчаных местах. Образ жизни личинок неизвестен.

Hippoboscidae Samouelle, 1819 – мухи-кровососки
(keds flies, louse flies)

Небольшие до средних размеров мухи (2.5-10 мм) с уплощенным дорсовентрально кожистым телом, густо покрытым щетинками, крылатые или бескрылые. Некоторые виды обламывают крылья, попав на хозяина.

Распространены всесветно, но наиболее богато представлены в тропиках и субтропиках. Описано более 200 видов из 22 родов. В Палеарктике отмечены 55 видов из 12 родов, в фауне России найден 21 вид. Ископаемый вид описан из верхнего олигоцена.

Имаго всех видов – эктопаразиты, питающиеся кровью млекопитающих и птиц. Преобладающее число хозяев – птицы. Личинки развиваются в половых путях самки и после выхода из тела матери сразу окукливаются.

Экономическое значение имеет овечий рунец *Malophagus ovinus* Linnaeus: бескрылые мухи постоянно держатся в шерсти хозяина. Этот вид развезен по всему свету. При высокой интенсивности заражения у овец возникает анемия и частичное выпадение шерсти. Лосиная муха *Lippoptena cervi* Linnaeus паразитирует на лосях и других копытных, осенью в лесу часто нападает на человека, но обычно не присасывается.

* Huttoninidae Steyskal, 1965

Небольшое семейство акалиптратных двукрылых. Включает только 1 австралийский род *Huttonina* Tonnoir et Malloch с 1 видом *H. abrupta* Tonnoir et Malloch. Род включают часто в семейства Helosciomyzidae или Sciomyzidae.

Hybotidae Meigen, 1820 (рис. 41, *4*)

Мелкие (1-3 мм) мухи темной окраски с хорошо развитым хоботком. Глаза голоптические или только узко разделены у обоих полов. Два первых сегмента антенн слиты, или имеется только неясное разделение.

Распространены всесветно. Ранее включались в состав Empididae. Описаны 1300 видов в мировой фауне. В Палеарктике известно около 450 видов из 25 родов, встречаются в основном в бореальной зоне. В России – около 150 видов. В ископаемом состоянии впервые отмечены в раннем мелу.

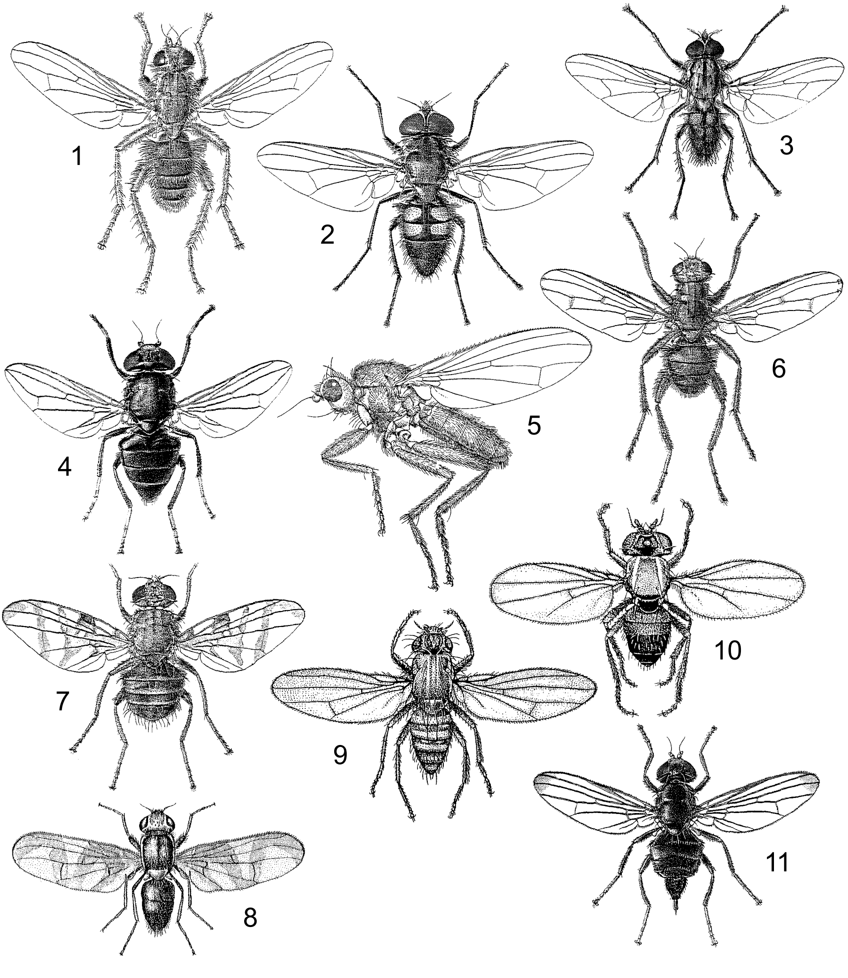


Рис. 46. Семейства Scathophagidae, Fanniidae, Anthomyiidae, Ulidiidae, Heleomyzidae, Dryomyzidae, Tephritidae, Ephydridae, Otitidae:

1 – Scathophagidae: *Scathophaga stercoraria* Linnaeus; *2* – Fanniidae: *Fannia canicularis* Linnaeus; *3* – Anthomyiidae: *Hylemia strigosa* Fallén; *4* – Ulidiidae: *Physophora demandata* Fabricius; *5* – Heleomyzidae: *Scoliocentra villosa* Meigen; *6* – Dryomyzidae: *Neuroctena analis* Fallén; *7*, *8* – Tephritidae: *7* – *Chaetostoma stackelbergi* Rohdendorf, *8* – *Urophora cardui* Linnaeus; *9*, *10* – Ephydridae: *9* – *Ephydra riparia* Fallén, *10* – *Nostima picta* Fallén; *11* – Otitidae: *Pseudoseioptera ingrica* Stackelberg.

2, 3 – по: Штакельберг, 1956.

Имаго – хищники, держатся обычно во влажных и тенистых местах, сидят на листьях или ветвях деревьев и кустарников. Добычу (мелких насекомых) ловят в полете, немногие виды посещают цветки. Самки *Ocydromia* Meigen – живородящие, откладывают личинок в полете над навозом и другим гниющим материалом, в том числе гнилой древесиной. Личинки – хищники. Окукливаются в коконе. Некоторые виды рода *Platypalpus* Macquart, возможно, развиваются партеногенетически, так как их самцы неизвестны.

Hypodermatidae Rondani, 1856 – подкожные оводы (рис. 50, *3-6*)

Средних размеров или крупные мухи (10-15 мм) обычно с сильно опушенным, как у шмелей, телом и редуцированными ротовыми частями.

В мировой фауне описаны 32 вида из 11 родов, в Палеарктике отмечены 29 видов. В фауне России найдены 13 видов.

Взрослые мухи не питаются и живут недолго. Личинки – специфические паразиты млекопитающих: копытных, зайцеобразных и грызунов. Самки откладывают 300-800 яиц, приклеивая их к шерсти хозяина. Личинки проникают через кожу хозяина и мигрируют в его теле. Взрослая личинка оказывается под кожей спины, образуя вздутие со свищом, через которое затем покидает тело хозяина и падает на почву, где окукливается.

Подкожные оводы сильно вредят домашнему скоту: коровам, лошадям, северному оленю, а также охотничьим животным. Кроме того, шкура животного бывает испорчена для хозяйственного использования. Изредка заражается человек, обычно ухаживающий за скотом: для него особенно опасно попадание личинки в глаз, так как если ее не удалить, то глазное яблоко может быть полностью разрушено. Наиболее обычные виды: *Hypoderma bovis* Linnaeus, нападающий на коров и лошадей, и *H. lineatum* Villers, нападающий на коров и (более редко) на лошадей. Северному оленеводству значительный вред приносит *Oedemagena tarandi* Linnaeus. На другие виды оленей нападает *H. diana* Brauer.

* Ironomyiidae McAlpine et Martin, 1966

Небольшие мухи около 5 мм длиной, родственные Platypezidae. Единственный рецентный вид (*Ironomyia nigromaculata* White) известен из юго-восточной Австралии. Ископаемый представитель описан из верхнемелового канадского янтаря, отмечен также в меловом янтаре Сибири.

О биологии известно мало. Личинки рецентного вида были найдены в листовой подстилке. Личинки, по-видимому, питаются спорами грибов и микроорганизмами.

Keroplatidae Rondani, 1856 – плоскоуски (рис. 34, *10*)

Довольно крупные или средней величины комары (3 – 10 мм) с длинными ногами. Крылья широкие и часто у самок короче тела; жилки R_{4+5} и M_{1+2} на некотором протяжении слиты.

Распространены всесветно: в мировой фауне описано более 700 видов из 100 родов; наибольшее число видов известно из Южной Америки. В Палеарктике встречаются немногим более 50 видов из 14 родов; в фауне России найдены 25 видов. Ископаемые известны с середины мела. Много вымерших видов описано из балтийского янтаря и янтарей северо-запада Франции.

Комары живут в лесах, держатся в тенистых и влажных местах, летают медленно, активны обычно в сумеречные и ночные часы. Изредка попадаются на цветках. Личинки также живут в темных и влажных местах, в пещерах, под стволами лежащих деревьев, под плодовыми телами полипоровых грибов. Они плетут шелковую паутину из выделений слюнных желез и используют ее для собирания спор грибов и ловли добычи – мелких беспозвоночных. Секрет слюнных желез имеет кислую реакцию, что вызывает гибель жертвы. На поверхности твердых плодовых тел полипоровых грибов держатся обычно группами под тонким паутинистым покровом, образованном выделением слюнных желез с каплями жидкости, содержащей щавелевую кислоту. Ряд видов имеет способность к люминесценции за счет особых гранул жирового тела. Светящиеся личинки известны у новозеландского пещерного вида *Arachnocampa luminosa* Scuse, живущего в пещере Уайтомо. Личинки – хищники или некрофаги, возможно, частично мицетофаги. Личинки рода *Planarivora* Hickman являются эндопаразитами наземных планарий в Австралии. Окукливаются в коконе.

Lauxaniidae Macquart, 1835

Небольшие или средней величины (2.5-7 мм) мухи обычно желтой или бурой до черной окраски. Крылья часто желтоватые.

Довольно большое семейство (известно более 1500 видов из 130 родов), большая часть видов обитает в тропиках. В Палеарктике – немногим более 180 видов. В фауне России известно около 100 видов. Ископаемые описаны из балтийского янтаря, миоценовых отложений Колорадо и четвертичных отложений Британской Колумбии.

Мухи обычны в лесах, в тенистых и влажных местах. Личинки населяют разлагающиеся вещества, живут в лесной подстилке, листовом опаде, гниющей древесине и мертвых шишках хвойных; некоторые – в навозе, в гнездах птиц, норах мелких млекопитающих, редко в грибах; немногие – в плодиках фиалок. Вероятно, личинки питаются микроорганизмами, развивающимися на гниющих субстратах.

Leptoconopidae Noe, 1907

Очень мелкие комарики, сходные с Ceratopogonidae. Распространены преимущественно в пустынных районах, на побережье Средиземноморья. В Палеарктике встречается только 1 род *Leptoconops* Scuse. 6 видов рода известны из России. Ископаемые описаны из верхнего мела.

Комары – кровососы, активны днем, нападают на птиц и млекопитающих. Личинки обитают во влажной почве, вблизи ручьев или морских лагун.

Leptogastridae Schiner, 1862 (рис. 38, *10*)

Средней величины мухи с тонким длинным телом и узкими крыльями. У самцов и самок глаза расставлены, и лоб углублен между глазами. Лапки без пульвилл под коготками. Рассматриваются часто только как подсемейство в семействе Asilidae. Ископаемые описаны из миоцена/олигоцена.

Небольшое семейство: в мировой фауне – около 300 видов из 17 родов.

Мухи – хищники, обычны на открытых местах, лугах, полях среди травянистой растительности. Ротовые части не столь мощные, как у Asilidae, ловят только мягкую и неподвижную добычу. В средней полосе России на лугах и полях обычен *Leptogaster cylindrica* De Geer. Личинки хищные, встречаются в песчаных и луговых почвах.

Lestremiidae Rondani, 1840 (рис. 34, *3*; 51, *5*, *6*)

Мелкие комарики с узким телом и длинными антеннами. Размер тела – 1-5 мм. Крылья с небольшим числом жилок, но поперечные жилки всегда имеются. Голова с голоптическими глазами у обоих полов. Иногда рассматриваются как наиболее примитивное подсемейство в составе семейства Cecidomyiidae.

Комары обычны в лесах, летают медленно, живут недолго. Личинки белые, оранжевые, красные, развиваются в почве, лесной подстилке, под корой деревьев, в грибах. Часто живут большими скоплениями. Питаются как сапрофаги или мицетофаги. У личинок *Mycophila* Felt известен педогенез, т.е. размножение в личиночном состоянии.

Limoniidae Speiser, 1909 – комары-лимонииды, или болотницы (рис. 34, *2*; 51, *4*)

(short-palped crane flies)

Комары с удлиненным телом и длинными крыльями и ногами, от мелких до крупных размеров, немногие виды бескрылые (*Chionea* Dolman). Передняя часть головы (рыльце) обычно короткое в отличие от близких Tipulidae. Простые глазки отсутствуют. Среднеспинка с *V*-образным швом.

Распространены всесветно, но отсутствуют в пустынях. Огромное семейство: в мировой фауне известно около 11000 видов, в Палеарктике – около

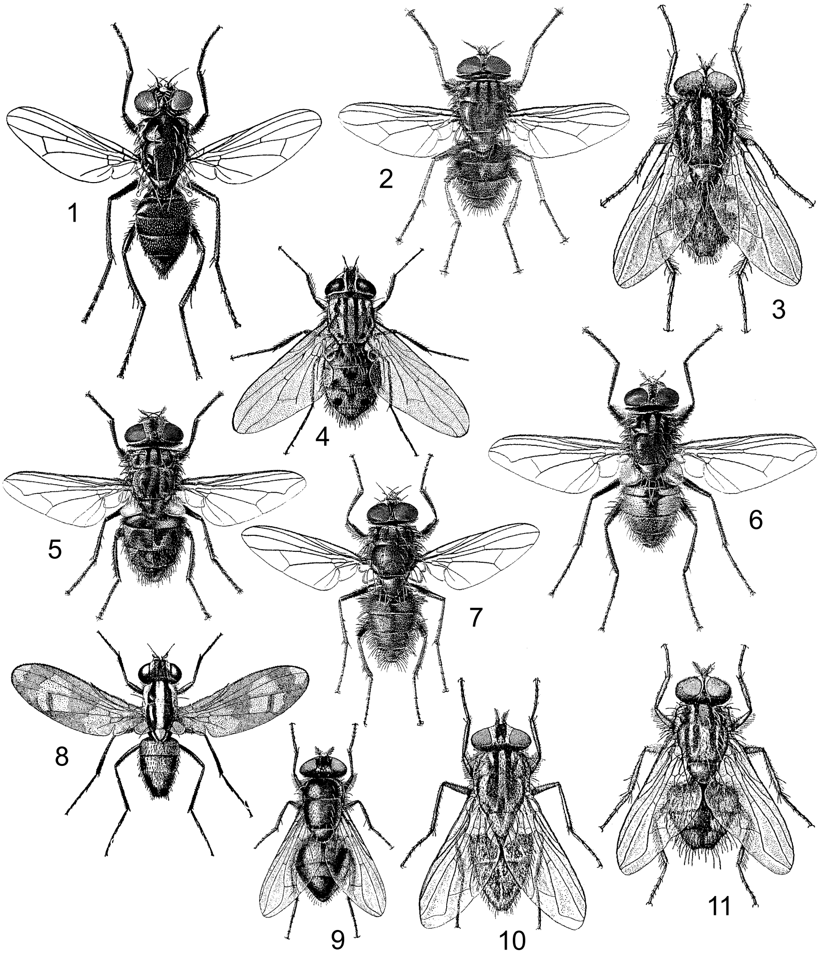


Рис. 47. Семейство Muscidae:

1 – Ophyra leucostoma Wiedemann, *2 – Muscina stabulans* Fallén, *3 – Morellia simplex* Loew, *4 – Stomoxis calcitrans* Linnaeus, *5 – Musca autumnalis* De Geer, *6 – M. domestica* Linnaeus, *7 – Hydrothea dentipes* Fabricius, *8 – Lispa elegantissima* Stackelberg, *9 – Pyrellia cadaverina* Fabricius, *10 – Musca sorbens* Wiedemann, *11 – Dasyphora asiatica* Zimin.

3, 9-11 – по: Штакельберг, 1956; 8 – по: Штакельберг, 1937.

1700, в фауне России – более 500 видов. В ископаемом состоянии известны из верхнего триаса, многочисленны в балтийском янтаре.

Комары встречаются в сырых местах, около воды, летают медленно, преимущественно в сумерках. Питаются разлагающимися растительными остатками, грибами, водорослями. Очень немногие, имеющие длинный хоботок, посещают цветки (*Elephantomyia* Osten-Sacken). Самцы образуют рои.

Личинки водные, полуводные или живут в сырой почве, иле, песке, под мхом; немногие обитают в сухой почве. Водные личинки питаются водорослями, мхами и печеночниками. Некоторые личинки живут в грибах (*Metalimnobia* Matsumura), в гниющей древесине. Питаются разлагающимися растительными остатками. Часть личинок строит шелковые трубочки. Некоторые водные личинки протыкают задними дыхальцами корни водных растений для получения кислорода. Личинки *Hexatoma* Latreille и близких родов, живущие в песке вдоль ручьев, – хищники.

Lonchaeidae Rondani, 1856 – мухи-копьехвостки

Коренастые блестяще-черные, иногда с металлическим отливом, мухи. Длина тела 3-6 мм. Крылья прозрачные, жужжальца всегда черные. У самок колющий дорсовентрально уплощенный яйцеклад.

В мировой фауне известно свыше 500 видов из 10 родов. Распространены всесветно, но в Австралии представлены бедно, а в Новой Зеландии отсутствуют. Наибольшее число видов известно из Голарктики. В фауне России – около 70 видов. Ископаемые неизвестны.

Мухи живут в лесах, попадаются нечасто. Исключение представляет синантропный вид *Lonchaea chorea* Fabricius, личинки которого развиваются в различных разлагающихся веществах. Личинки *Dasiops latifrons* Meigen – фитофаги, образующие сигаровидные галлы на злаках. Многие личинки живут в разлагающихся фруктах и овощах. Личинки *Lonchaea* Fallén и некоторые виды *Dasiops* Rondani живут в отмирающей древесине и под корой преимущественно хвойных деревьев; некоторые из них – хищники личинок жуков (например, *Lonchaea zetterstedti* Becker). Личинки *Earomyia* Zetterstedt живут в шишках, реже в мужских соцветиях хвойных, питаются семенами и пыльцой.

Lonchopteridae Macquart, 1835 – мухи-острокрылки (рис. 40, *6*) ***(spear-winged flies)***

Мелкие мухи (2-3.5 мм) желтой или бурой окраски с заостренными крыльями, почти лишенными поперечных жилок.

Небольшое семейство, распространены всесветно; в мировой фауне известно около 50 видов из 1 рода *Lonchoptera* Meigen. В фауне России найдены 15 видов. В ископаемом состоянии впервые отмечены на границе юры и мела, ряд форм описан из балтийского янтаря.

Мухи часто многочисленны в сырых местах, у воды. Некоторые виды размножаются партеногенетически. Личинки найдены в детрите, лесной подстилке, среди гниющих растений. Возможно, питаются микроорганизмами и гифами грибов. *Lonchoptera bifurcata* Fallén – космополит, развезен по всему свету, имеет как бисексуальную, так и партеногенетическую формы.

Lygistorrhinidae Edwards, 1925

Средней величины комары с телом 4-5 мм, с удлиненными ротовыми частями, которые примерно в 3 раза длиннее головы. Крыловое жилкование редуцированное: жилка *Sc* короткая и оканчивается свободно. В костальную жилку впадают отдельно R_1 и R_5; медиальные жилки видны только в вершинной части крыла. Анальная жилка отсутствует.

Небольшое семейство мицетофилоидных комаров. Рассматривается некоторыми авторами как подсемейство в семействе Mycetophilidae. В семействе – 3 рецентных и 1 вымерший род, описанный из эоцена/олигоцена. Наиболее обычен род *Lygistorrhina* Scuse. Распространены преимущественно в тропиках. В Неарктике, Палеарктике и Афротропической областях – по 1 виду, в Ориентальной и Австралийской – по 2 вида и в Неотропической области известны 6 видов.

Macroceridae Rondani, 1856 – длинноуски (рис. 34, *б*)

Мелкие комары с удлиненным телом (4-5 мм), длинными ногами и очень длинными антеннами, которые длиннее тела. Иногда рассматриваются как подсемейство в составе семейства Keroplatidae.

В Палеарктике встречается только род *Macrocera* Meigen, распространенный всесветно; другие роды обитают в Северной Америке и южном полушарии. В Палеарктике известны 58 видов, в России – около 30 видов.

Комары встречаются в лесах, предпочитают влажные места, попадаются также в пещерах. Личинки живут в гниющей древесине, под корой, в торфе, в пещерах. Тело личинок покрыто тонким слоем слизи, выделяемой слюнными железами. Личинки – некрофаги и факультативные хищники.

Manotidae Edwards, 1925

Небольшие комары с относительно коренастым телом и короткими ногами. Длина тела – около 3 мм. Часто рассматриваются как подсемейство в составе семейства Mycetophilidae.

Комары встречаются в лесах. Личинки не описаны. Развиваются, по-видимому, в гниющей, пронизанной мицелием грибов древесине.

* Marginidae McAlpine, 1991

Небольшое семейство акалиптратных двукрылых. Включает только 1 род *Margo* McAlpine с 2 видами, обитающими в Африке и на Мадагаскаре. Маленькие коренастые мухи с блестящим телом. Родственные связи неясны. Их включают в Opomyzoidea, но отмечают сходство также с Nerioidea.

Megamerinidae Hendel, 1913

Средней величины мухи (6-10 мм) с удлиненными вытянутым черным блестящим телом и утолщенными бедрами задних ног.

Небольшое семейство с 2 родами: *Megamerina* Rondani и *Texara* Walker. Оба встречаются в России, последний – только на юге Дальнего Востока. В фауне России найдены 4 вида. Большая часть видов *Texara* Walker известна из Ориентальной области. Один ископаемый род и вид описаны из балтийского янтаря.

Мухи обитают в основном в лесах. Личинки широко распространенного *Megamerina dolium* Fabricius живут под корой поваленных деревьев; возможно, – хищники или некрофаги. Образ жизни личинок *Texara* Walker неизвестен.

* Mesembrinellidae Schannon, 1926

Небольшое семейство, включающее 29 видов, живущих в тропической части Южной Америки. Рассматриваются обычно как подсемейство в Calliphoridae.

Мухи встречаются во влажных тропических лесах, держатся вблизи почвы и привлекаются различными гниющими веществами. Самки живородящие; личинка внутри тела самки развивается до конца 1-го возраста, питается секретом увеличенных сперматек.

Micropezidae Desmarest, 1860

(stilt flies)

Мухи от мелких до средних размеров (3.5-15 мм) с узким телом и длинными ходулеобразными ногами. Тело от желтого до черного.

Распространены всесветно, но наиболее богато представлены в тропических регионах. В мировой фауне описаны около 500 видов из 40 родов. В Палеарктике обитает 41 вид, в фауне России – 15-20 видов. Ископаемые известны из балтийского янтаря и олигоценовых отложений Германии.

Мухи попадаются в траве, сидят на листьях, часто летят на навоз, гниющие фрукты и другие подобные субстраты. Более обычны в лесных местообита-

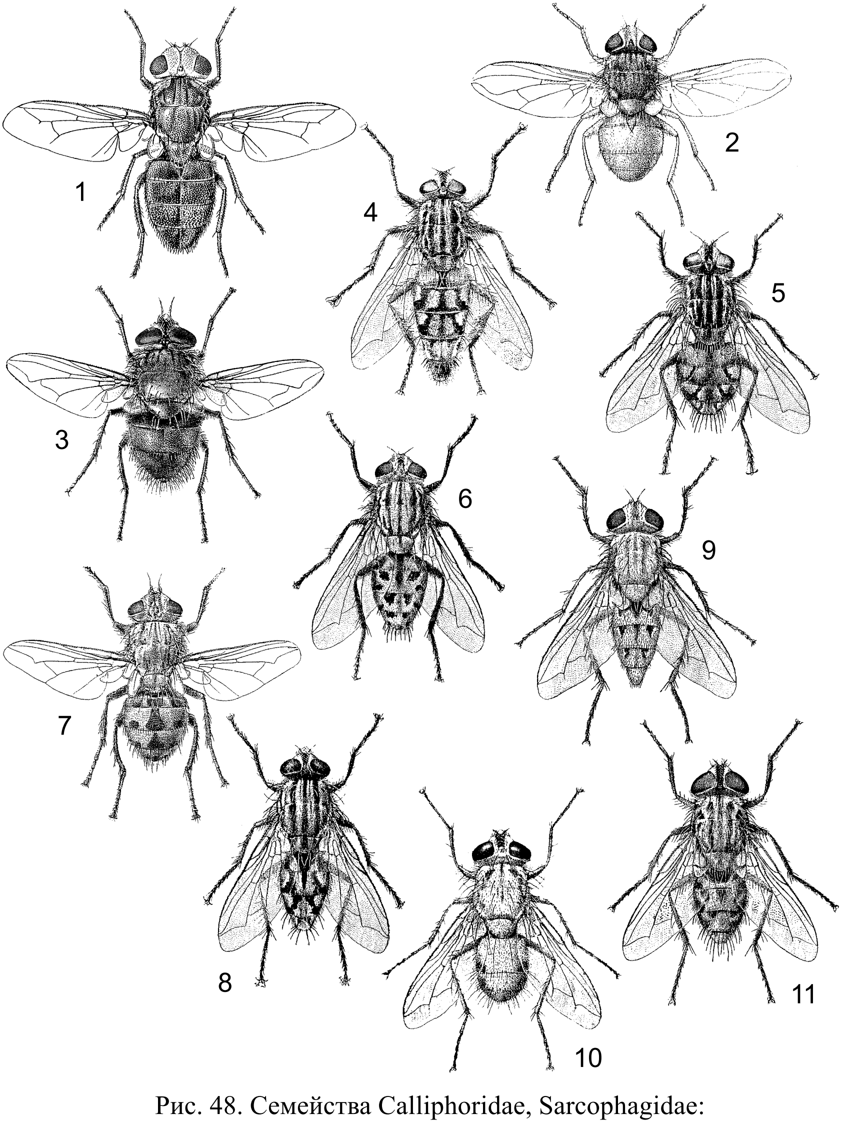


Рис. 48. Семейства Calliphoridae, Sarcophagidae:

1-3 – Calliphoridae: *1* – *Villineuviella stackelbergi* Grunin, *2* – *Cordylobia inexpectata* Grunin, *3* – *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy; *4-11* – Sarcophagidae: *4* – *Sarcophaga subvicina* Rohdendorf, *5* – *Parasarcophaga scoparia* Pandellé, *6* – *P. securifera* Villineuve, *7* – *Wohlfahrtia magnifica* Schiner, *8* – *Phallocheira minor* Rohdendorf, *9* – *Anablaesoxipha heptneri* Rohdendorf, *10* – *Tephromyia grisea* Meigen, *11* – *Asioblesoxipha gobica* Rohdendorf.

1- по: Грунин, 1957; 2 – по: Штакельберг, 1953; 3, 5-10- по: Родендорф, 1937; 7 – по: Штакельберг, 1956.

ниях. Мухи – хищники, нападающие на мелких насекомых, но привлекаются также разлагающимися веществами и экскрементами. Личинки развиваются в навозе и других разлагающихся веществах. Один из видов (*Micropeza corrigiolata* Linnaeus) найден в корневых клубеньках бобовых; личинки выедают содержимое клубеньков.

Microphoridae Collin, 1960

Небольшие (1.5-3 мм) черной или зеленоватой окраски мухи. По внешнему облику сходны с мелкими Dolichopodidae, с которыми ранее объединялись.

Небольшое семейство: известно около 50 видов из 4 родов, в основном голарктического распространения. В Палеарктике известны 17 видов из 4 родов. В России встречаются 5-7 видов. Ископаемые описаны из меловых отложений.

Мухи – хищники, встречаются в различных местах, в основном вблизи воды. Самцы часто образуют маленькие рои. Попадаются на цветах и потребляют нектар и, возможно, пыльцу. Виды *Microphorus* Macquart часто питаются насекомыми, пойманными в ловчие сети пауков. Некоторые (*Parathalassus* Mik) обитают по берегам морей.

Личинки, вероятно, также хищники, живут в песке, песчаной почве, разлагающихся водорослях и других веществах растительного происхождения.

Milichiidae Schiner, 1862

Мелкие и очень мелкие двукрылые (1-5 мм), серой или черной окраски с блестящим телом и часто с увеличенными, выступающими из ротовой впадины щупиками.

Распространены всесветно, но отсутствуют в Новой Зеландии. В мировой фауне описаны около 300 видов из 19 родов, но изучены слабо, и, вероятно, семейство более обширное. В России пока известны 15-20 видов. Некоторые виды – космополиты, развезены по всему свету. Ископаемые описаны из балтийского янтаря, имеется указание на нахождение в верхнем мелу.

Встречаются всюду. Некоторые виды в массе встречаются в траве, на ветвях и листьях деревьев, на цветах, попадаются в домах. Мухи питаются нектаром, или же они – комменсалы хищных насекомых. Некоторые виды *Desmometopa* Loew сидят на ктырях, клопах-редувиидах в ожидании поимки ими насекомых и поедают гемолимфу жертвы, вытекающую из раны. Личинки – сапрофаги в широком смысле, развиваются в навозе, компосте, растительном детрите, мертвых моллюсках, кухонных остатках, гниющей рыбе и древесине, в подстилке птичьих гнезд, некоторые – в муравейниках. *Milichia ludens* Wahlberg связан с муравьями рода *Lasius*. *Madiza glabra* Fallén и *Desmometopa dorsalis* Loew часто встречаются в большом числе возле домов с выгребными ямами.

* Mormotomyiidae Austen, 1936

Мухи с крыльями, превращенными в узкие полоски; жужжальца отсутствуют. Тело покрыто желтым опушением, которое более длинное у самцов. Глаза крошечные, простые глазки отсутствуют.

Семейство основано для единственного рода и вида *Mormotomyia hirsuta* Austen, найденного в Кении (Африка), в пещере, где обитают летучие мыши. В ископаемом состоянии неизвестны.

Мухи питаются жидкой частью помета летучих мышей. Личинки, – вероятно, копрофаги на помете летучих мышей. Положение в системе не совсем ясно: семейство считают родственным или Scathophagidae, или Glossinidae.

Muscidae Latreille, 1802 – настоящие мухи (рис. 47)

(house flies or stable flies)

Средних размеров мухи (3-13 мм) желтой, серой, черной окраски, иногда металлически-зеленые или синие.

Огромное семейство, распространено всесветно; в мировой фауне описаны 3650 видов из 100 родов. В Палеарктике известно около 850 видов из 52 родов. В фауне России – не менее 400 видов. Ископаемые известны из янтарей эоценового и олигоценового возраста.

Мухи встречаются повсюду: в лесах, на лугах, у воды, в поселениях человека. Весьма многочисленны в высоких широтах. Мухи питаются как хищники, кровососы (Stomoxidini), подлизывают эксудаты и другие жидкости на теле позвоночных, а также жидкие выделения разлагающихся частей растений, навоза, посещают цветы, где питаются нектаром и пыльцой. Самки откладывают яйца или рождают живых личинок.

Личинки развиваются в самых различных средах: разлагающихся растительных веществах (навоз, компост и т.п.), гнилой древесине, под корой, в вытекающем соке деревьев, в грибах, в подстилках гнезд птиц и млекопитающих, трупах позвоночных и беспозвоночных. Некоторые личинки – водные (*Limnophora* Robineau-Desvoidy и Coenosiini), немногие питаются живыми растениями (*Atherigona* Rondani), некоторые живут в гнездах перепончатокрылых. У ряда видов известно живорождение. По типу питания среди личинок преобладают хищники, но есть сапрофаги и фитофаги. Личинки сапрофагов, фитофагов и факультативных хищников выходят из яйца в виде личинки 1-го возраста. У облигатных хищников личинка может задерживаться в яйце и вылупляться на 2-м или даже на 3-м возрасте. Такие личинки называются „ди-" или „мономорфными". Если личинки вылупляются из отложенных яиц и проходят 3 возраста, как обычно для личинок Cyclorrhapha, то они называются „триморфными".

Многие виды тесно связаны с человеком и домашними животными. Комнатная муха *Musca domestica* Linnaeus развезена по всему свету. *Stomoxis calcitrans* Linnaeus, виды *Lyperosia* Rondani и другие прокалывают кожу человека и животных и сосут кровь. Обычно они более многочисленны осенью, и их называют „осенние жигалки". Виды *Hydrotaea* Robineau-Desvoidy расцарапывают кожу животных и также сосут кровь. Виды, связанные с человеком и домашними животными, имеют важное значение как переносчики бактериальных инфекций, паразитических нематод и простейших.

Виды рода *Atherigona* Rondani имеют личинок-фитофагов. Из них некоторые виды (как чумизные мухи *A. biseta* Karl, *A. varia* Meigen) повреждают злаки, а *A. soccata* Rondani – серьезный вредитель сорго во многих тропических регионах.

Eginiidae в настоящее время не рассматриваются как самостоятельное семейство. *Eginia* Robineau-Desvoidy и близкие роды обычно включают в семейство Muscidae как отдельную трибу Eginiini в подсемействе Phaoninae.

Mycetobiidae Winnertz, 1863

Небольшие (4-6 мм) комары с удлиненным телом и утолщенными бедрами.

Распространены в Голарктике. В Палеарктике известны 15 видов из 3 родов: *Mycetobia* Meigen, *Trichomycetibia* Mamaev и *Xeromycetobia* Mamaev. Все встречаются на территории России. Систематическое положение семейства не совсем ясно, рассматривается иногда в составе семейства Anisopodidae.

Имаго встречаются в лесах, но попадаются редко. Личинки живут группами в отмирающей древесине или под корой деревьев, в трухе дупел, в других сходных влажных субстратах, в вытекающем соке деревьев.

Mycetophilidae Newman, 1834 – грибные комары (рис. 1, *3*)

(fungus gnats)

Мелкие или средней величины комары (2.5-12 мм) со слабо латерально уплощенным телом, выпуклой грудью, крупными тазиками и длинными ногами с хорошо развитыми шпорами. Окраска тела от желтой до черной. Крылья иногда в темных пятнах.

Распространены всесветно. Одно из наиболее обширных семейств: в мировой фауне несколько тысяч видов. В Палеарктике – около 1000 видов. В фауне России – не менее 600-650 видов. В ископаемом состоянии весьма многочисленны, особенно в балтийском янтаре. Описаны 285 вымерших видов из 68 родов, наиболее ранние находки – в раннеюрских отложениях.

Обитают в основном в лесах, предпочитая влажные места, встречаются также в пещерах, гнездах птиц, норах млекопитающих, иногда в огромных

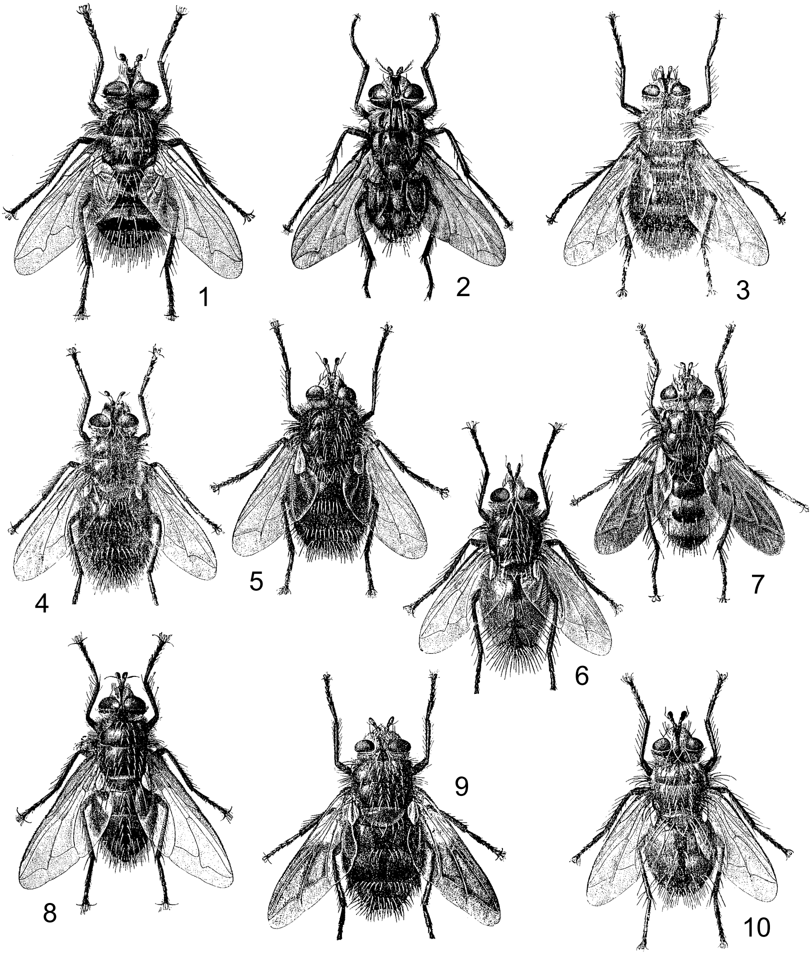


Рис. 49. Семейство тахины, или ежемухи Tachinidae:

1 – Meriania puparum Fabricius, *2 – Bilaeae triangulifera* Zetterstedt, *3 – Servillia jakovlevi* Portschinsky, *4 – S. ursina* Meigen, *5 – Tachina grossa* Linnaeus, *6 – Fabriciella ferox* Panzer, *7 – F. macularia* Pallas, *8 – Ernestia rudis* Fallén, *9 – Mikia magnifica* Mik, *10 – Peletieria nigricornis* Robineau-Desvoidy.

2, 3, 4, 5, 8, 10 – по: Штакельберг, 1953; 6, 7, 9 – по: Штакельберг, 1950.

количествах. Это – наиболее обычные насекомые лесных экосистем, но встречаются также в тундре и древесных насаждениях степей и пустынь (колки, тугаи). В лесу часто в громадных количествах собираются в различных укрытиях: под корнями, в норах и ямах. Весной попадаются на вытекающем соке

деревьев. Личинки – мицетофаги, сапрофаги, реже хищники, развиваются также за счет зеленых мхов (род *Viridivora* Matile). Большинство личинок – эндомицетобионты, развиваются в свежих, реже разлагающихся плодовых телах высших базидиальных и полипоровых грибов, некоторые питаются миксомицетами. Другие живут в гнездах птиц, под корой гниющих деревьев в почве, где, вероятно, питаются мицелием грибов. Большинство мицетофагов приурочено к определенным семействам или даже родам грибов. Личинки Mycetophilidae – основное население „червивых" грибов. Окукливаются в почве или во мху, куколки всегда внутри коконов.

Mydidae Latreille, 1809

Одни из наиболее крупных двукрылых, реже средних размеров, с удлиненным телом и расширенным стилем антенн. К этому семейству относится наиболее крупная муха – неотропический вид *Mydas heros* Perty: длина тела – 54 мм, размах крыльев – 100 мм.

Распространены всесветно; описаны 360 видов из 54 родов; наиболее многочисленны в южном полушарии (Южная Африка, Южная Америка). В Палеарктике известны 52 вида из 7 родов, в основном из Средиземноморья и пустынь Средней Азии. В фауне России не встречаются. Известна только одна находка в ископаемом состоянии, и один вид из живущего до сих пор рода *Mydas* Fabricius описан из олигоцена.

Мухи – обитатели аридных ландшафтов; они сидят на солнце или посещают цветы; некоторые виды потребляют нектар; виды с редуцированным хоботком не питаются. Мухи обладают быстрым полетом и быстро бегают по песку. При откладке яиц самки почти целиком погружаются в песок. Личинки живут в песке, иногда на корнях растений; развитие происходит в земляных, плотно сцементированных „колыбельках". Личинки – хищники, возможно, питаются личинками хрущей и чернотелок. *Mydas heros* Perty в Бразилии откладывает яйца в гнезда муравьев рода *Atta*.

* Mystacinobiidae Holloway, 1976

Семейство основано для единственного вида *Mystacinobia zelandica* Holloway, известного из колоний летучих мышей в Новой Зеландии, которые живут в дуплах деревьев. В ископаемом состоянии неизвестны. Первоначально были описаны в серии Acalyptratae, но впоследствии перенесены в Calyptratae и рассматриваются среди Calliphoridae или Tachinidae.

Мухи бескрылые и безглазые, физиогастричные, внешне сходны с Nycteribiidae и Streblidae. Имеют хорошо развитые коготки, цепляются за шерсть летучих мышей. Самки откладывают яйца в ходы жуков на деревьях с дуплами, заселенными летучими мышами. Личинки питаются гуано летучих мышей.

Mythicomyiidae Melander, 1902 (рис. 36, *6*, *7*)

Очень мелкие мухи (1-5 мм). На крыле радиальная жилка R_{4+5} не разветвленная, щупики отсутствуют или крошечные. Ранее рассматривались как подсемейство в семействе Bombyliidae.

В Палеарктике представлены видами из 10 родов; в фауне России известны 4 вида. Обитают в пустынных районах, встречаются на цветах. Некоторые африканские виды связаны с голосеменными *Welwitschia*. Предполагается, что они были опылителями примитивных голосеменных в мелу. Наиболее ранние ископаемые представители известны из средней юры Сибири. Представляют одну из древнейших групп короткоусых двукрылых.

Nemestrinidae Griffith et Pidgeon, 1832 (рис. 40, *7*, *8*)
(tangle-vaine flies)

Крупные (15-20 мм), часто ярко окрашенные, иногда в густых волосках мухи, обычно с длинным (во много раз длиннее головы) хоботком. Крылья в вершинной половине с рядом жилок, идущих параллельно переднему краю крыла.

Распространены всесветно, но более многочисленны в тропиках и субтропиках, в основном в южном полушарии. В мировой фауне известно около 300 видов из более чем 20 родов. Фауна Палеарктики бедна: отмечен 81 вид из 8 родов. Ископаемые известны, начиная с юры.

Мухи питаются нектаром и часто парят над цветущими растениями или сидят на солнце. В аридных регионах – важные опылители растений. Личинки – эндопаразиты саранчевых и личинок пластинчатых жуков (виды рода *Hirmoneura* Meigen). Развитие с гиперметаморфозом. Самки откладывают множество яиц (до 5 тыс. на 1 самку). Из яйца вылупляется подвижная личинка типа планидия, которая активно ищет хозяина и, проникнув в него, линяет на питающуюся неподвижную личинку. Личинку с местом ее проникновения связывает длинная респираторная трубка. Личинки имеют 4 возраста, окукливаются в почве, покинув хозяина.

Nemopalpidae Edwards, 1921

Небольшое семейство, родственное Phlebotomidae, однако ротовые части у комаров не прокалывающие, и мандибулы рудиментарные или отсутствуют. Как и Phlebotomidae, часто рассматривается только как подсемейство в семействе Psychodidae.

Всего описано около 30 видов, распространенных в тропических регионах обоих полушарий. В Палеарктике известен 1 вид на Канарских островах. Ископаемые формы описаны из балтийского янтаря.

Neottiophilidae Hendel, 1902

Мелкие или средней величины мухи (4-9.5 мм) с телом темно-желтой окраски. Иногда включаются как подсемейство в Piophilidae.

Небольшое семейство. В Палеарктике известны 2 вида, по 1 из родов *Neottiophilum* Frauenfeldt и *Actenoptera* Czerny. В фауне России известен только *Neottiophilum praeustum* Meigen.

Мухи редки. Личинки *Neottiophilum praeustum* Meigen – эктопаразиты птенцов в гнездах мелких воробьиных: сосут кровь птенцов, которые при большом числе личинок (иногда до 100 в одном гнезде) погибают. Окукливаются личинки в гнездах.

* Neriidae Westwood, 1840

Семейство включает около 100 видов из 20 родов, распространено в тропиках Старого и Нового света, близкородственно Psilidae. В ископаемом состоянии неизвестны.

Личинки большинства видов – сапрофаги и развиваются в разлагающихся веществах растительного происхождения, в гниющих кактусах, бананах, некоторые – под отмирающей корой деревьев. В Голарктике известны только с юга Северной Америки, где встречаются 2 вида; личинки *Odontoloxozus longicornis* Coquillett живут в разлагающихся корнях папайи и кактусах.

* Neurochaetidae McAlpine, 1978

(upside-down flies)

Небольшое семейство, состоящее из 2 родов и 10 видов; известны только из южного полушария Старого света, от Мадагаскара до Австралии. Семейство включают в надсемейство Ephydroidea. Ископаемые найдены в северном полушарии, описаны из балтийского янтаря (эоцен/олигоцен).

Для мух характерно своеобразное поведение. Мухи австралийского вида *Neurochaeta inversa* McAlpine держатся на листьях и соцветиях растения Alocasia macrorrhoriza (Araceae), причем располагаются всегда вниз головой на вертикальной поверхности. Мухи питаются пыльцой цветков; личинки развиваются в воде, скапливающейся вокруг соплодия растения, и питаются развивающимися там микроорганизмами. Другие виды связаны с растениями из семейств Pandanaceae, Musaceae и Zingiberaceae.

* Nothybidae Frey, 1927

Маленькое семейство, включающее 1 род *Nothybus* Rondani с 9 видами; распространены в основном в Ориентальной области. В ископаемом состоянии неизвестны.

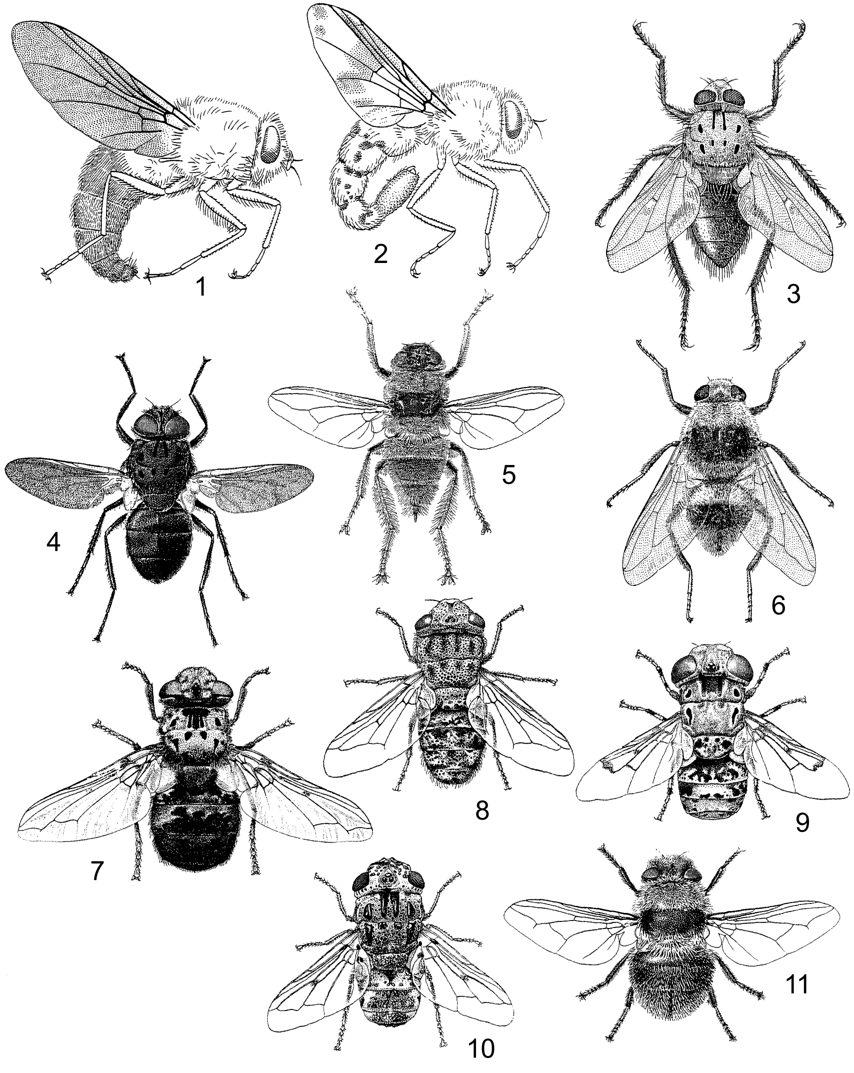


Рис. 50. Семейства оводов:

1, *2* – Gasterophilidae: *1* – *Gasterophilus pecorum* Fabricius, *2* – *G. intestinalis* De Geer; *3-6* – Hypodermatidae: *3* – *Oestroderma potanini* Portschinsky, *4* – *Oesrtomyia leporina* Pallas, *5* – *Oedemagena tarandi* Linnaeus, *6* – *Hypoderma bovis* De Geer; *7-11* – Oestridae: *7* – *Pharyngomyia picta* Meigen, *8* – *Oestrus ovis* Linnaeus, *9* – *Ciphalopina titillator* Clark, *10* – *Rhinoestrus purpureus* Brauer, *11* – *Cephenomyia trompe* Modeer.

4-6 – по: Грунин, 1972; 7-11 – по: Грунин, 1962.

Мухи встречаются в дождевых тропических лесах, у воды. Ничего не известно о месте развития личинок.

* Notomyzidae Griffiths, 1972

Небольшое семейство акалиптратных двукрылых, включаемое иногда в семейство Heleomyzidae. Представлено 1 родом *Notomyza* Malloch, в Неотропической области – 4 вида.

Nycteribiidae Samouelle, 1819 (рис. 51, *12*)

Мелкие или средних размеров (1.5-5 мм) бескрылые мухи с уплощенным паукообразным телом, на котором расположены ряды тесно поставленных уплощенных щетинок (ктенидий). Окраска тела желтоватая или коричневая.

Распространены всесветно, большинство видов обитает в тропиках Старого света. В мировой фауне известны 270 видов из 11 родов. В фауне России найдены пока 4 вида. Ископаемые представители неизвестны.

Мухи – высокоспециализированные эктопаразиты летучих мышей, живут постоянно на летучих мышах, питаются кровью. Специфичность к хозяину различна: некоторые виды мух приурочены только к одному виду хозяина, другие – к нескольким видам одного рода или к нескольким родам одного семейства. Самки покидают хозяина только, чтобы отложить личинку. В половых путях самки развивается одна личинка, которая питается секретом особых молочных желез. Самки рождают взрослую личинку, которая немедленно окукливается внутри пупария.

Nymphomyiidae Tokunaga, 1932 (рис. 51, *1*)

Очень мелкие насекомые с длиной тела 1.5-2.5 мм со слабой склеротизацией, булавовидными антеннами. Крылья отсутствуют или узкие без жилок, с длинными волосками по заднему краю. Простые глазки отсутствуют. Сложные глаза слиты на вентральной стороне головы. Ротовые органы не развиты.

Реликтовое семейство, включает 7 видов, относящихся к одному роду *Nymphomyia* Tokunaga. Распространены преимущественно в Голарктике. В Палеарктике обитают в Японии и на Дальнем Востоке России. В России известны 2 вида: *N. levanidovae* Rohdendorf et Kalugina в Южном Приморье и *N. rohdendorfi* Makarchenko из верхнего течения р. Колымы и р. Амур. Таксономическое положение не совсем ясно. Семейство сближают с Blepharicerimorpha или Culicomorpha. В ископаемом состоянии неизвестны.

Комары не питаются; после вылета роятся во время захода солнца над водой, на высоте около 2 м; копулируют в рое. Копулирующие пары опускаются на камни в водотоке или на поверхность воды, теряют крылья, погружаются в воду. Под водой самки откладывают яйца и остаются на месте кладки.

Личинки живут в воде, передвигаются по камням с помощью ложноножек, расположенных на брюшке. Питаются микроскопическими водорослями, соскребая их с камней. Зимуют личинки.

Odiniidae Hendel, 1920

Небольшие (3-4 мм) мухи с серым телом, короткими толстыми ногами; крылья – с коричневатыми пятнами.

Распространены всесветно, в мировой фауне известно более 60 видов из 10 родов, большинство приурочено к Голарктике. В России – 10-12 видов. Ископаемые (1 род и 1 вид) описаны из балтийского янтаря (эоцен/олигоцен).

Мухи обитают в лесах, держатся у стволов деревьев с вытекающим соком или поврежденных насекомыми и грибами. Личинки живут в отмерших стволах деревьев, в ходах жуков или гусениц-ксилофагов. Характер питания личинок не совсем ясен, но нападают они в основном на ослабленных личинок жуков; возможно, питаются и грибами, растущими в ходах ксилофагов. Личинки среднеазиатского вида *Turanodinia coccidarum* Stackelberg хищничают в яйцевых коконах червеца Комстока (*Pseudococcus komstocki* Kuwana), но были найдены и в ходах дровосеков и в вытекающем соке деревьев.

Oestridae Leach, 1815 – носоглоточные оводы (рис. 50, *7-11*)

(bot flies or warble flies)

Средней величины или крупные (10-17 мм) мухи, обычно с густо опушенным, как у шмелей, телом; редко тело голое. Ротовые части редуцированы.

Распространены в Палеарктической и Афротропической областях, один эндемичный род известен из Австралии. В мировой фауне описаны 34 вида из 9 родов. В Палеарктике встречаются 14 видов, из них 4 завезены в Северную Америку. В фауне России – 10 видов. В ископаемом состоянии известны с эоцена.

Взрослые мухи не питаются, живут короткое время. Известно, что они собираются на вершинах холмов или заметных возвышенных строений, по-видимому, для встречи полов. Самки откладывают („вбрызгивают”) живых личинок в носовую полость млекопитающих из отрядов Marsupialia, Proboscidea, Artiodactyla, Perissodactyla. Одна самка откладывает 400-900 личинок. Паразитические личинки развиваются в полостях головы (носовые полости, глотка, пищевод). Взрослая личинка покидает хозяина через нос. Некоторые виды – серьезные паразиты домашнего скота: овец, коз, лошадей, верблюдов. Овечий овод *Oestrus ovis* Linnaeus – серьезный вредитель овцеводства: на одном хозяине развивается несколько личинок, в исключительных случаях – до 350 на одно животное. Сильные заражения ведут к высокой смертности, особенно среди молодняка. *Cephenomyia trompe* Modeer – паразит северного оленя.

Olbiogastridae Hennig, 1973

Мелкие комарики. Род *Olbiogaster* Osten-Sacken рассматривают иногда в семействе Anisopodidae. В Ориентальной области – 3 вида, в Афротропической – 7, в Неарктике – 3 вида. В Палеарктике – 1 вид *O. yamamotoi* Okada в Японии.

Opetiidae Rondani, 1856

Небольшие мухи (2.5-3 мм) с черным телом и прозрачными крыльями.

Небольшое семейство: в его составе род *Opetia* Meigen с 3 видами в Палеарктике и *Microsania* Zetterstedt. Часто включаются в состав Platypezidae или Empididae. Ископаемый вид, принадлежащий к этому роду, описан из олигоценовых слоев Германии.

Встречаются в лесах, на заболоченных местах. В России известен *O. nigra* Meigen. Виды *Microsania* Zetterstedt привлекаются дымом. Предполагают, что личинки могут развиваться в грибах, поселяющихся на мертвых деревьях после пожарищ.

Opomyzidae Fallén, 1820

Небольшие (2-6.5 мм) с узким телом и узкими крыльями мухи желтой или коричневой окраски. Крылья всегда с вершинным темным пятном и часто с другими темными пятнами. У немногих видов крылья редуцированы до узкой полоски.

В мировой фауне известно более 40 видов, распространенных преимущественно в Голарктике, и только немногие виды известны из горных районов Восточной и Южной Африки. В Палеарктике встречается около 30 видов из 3 родов: *Anomalochaeta* Frey, *Opomyza* Fallén и *Geomyza* Fallén. В фауне России известны 26 видов. Ископаемые (2 вида рода *Opomyza* Fallén) описаны из олигоценовых слоев Германии.

Мухи обитают на злаковой растительности, лесных полянах, влажных лугах, встречаются до поздней осени, предпочитают влажные места. Личинки живут в побегах различных злаков. Самки откладывают яйца на почву возле растения или на нижнюю часть побегов растения. Зерновым злакам (в основном озимой пшенице) вредят *Opomyza florum* Fabricius, *O. germinationis* Linnaeus, реже *Geomyza tripunctata* Fallén. Эти и другие виды выведены из побегов других кормовых культивируемых и дикорастущих злаков.

Otitidae Aldrich, 1932
(pincture-winged flies)

От мелких до средних размеров мухи (3-12 мм), тело серой и черной (часто с металлическим отливом) окраски. Крылья обычно с полосами и пятнами.

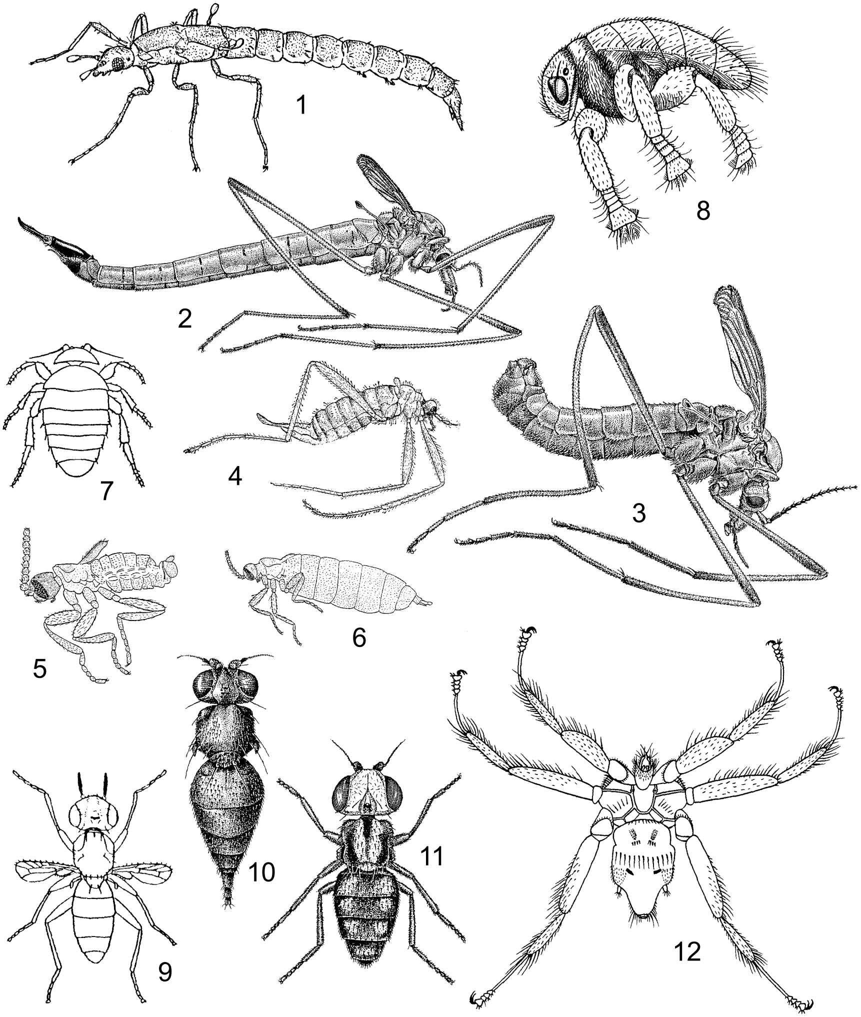


Рис. 51. Короткокрылые и бескрылые двукрылые:

1 – Nymphomyiidae: *Nymphomyia walkeri* Ide; *2*, *3* – Tipulidae: *2* – *Tipula coquillettiana* Alexander, *3* – *T. carinifrons* Alexander; *4* – Limoniidae: *Chionea lutescens* Lundström; *5*, *6* – Lestremiidae: *Micropteromyia ghilarovi* Mamajev: *5* – самец, *6* – самка; *7* – Aenigmatiidae: *Aenigmatias dorni* Enderlein, самка; *8* – Braulidae: *Braula coecia* Nitsch; *9-11* – Chloropidae: *9* – *Elachiptera brevipennis* Loew (короткокрылый вид), *10* – *E. viator* Nartshuk (бескрылый вид, ноги не изображены), *11* – *Lasiosina pedestris* Nartshuk; *12* – Nycteribiidae: *Penicillidia dufouri* Westwood.

1 – по: Kevan, Cutten, 1981, 2, 3 – по: Савченко, 1964; 4 – по: Савченко, 1982; 9-11 – по: Нарчук, 1987.

Семейство преимущественно распространено в Голарктике (особенно в Палеарктике) и Неотропике. В мировой фауне известно более 400 видов из 40 родов. В Палеарктике отмечены около 50 и в России – 30-35 видов, однако многие виды еще не описаны, так как специально не изучались. Некоторые виды – космополиты, развезены по всему свету. Ископаемые известны с олигоцена.

Мухи встречаются на лугах, полянах, немногие в лесах. Об образе жизни личинок известно мало. Личинки, – по-видимому, сапрофаги, развиваются в различных гниющих веществах, в основном растительного происхождения (например, навозе, экскрементах, гниющих растительных отходах). Некоторые личинки живут под корой мертвых стволов деревьев. Личинки некоторых неарктических видов – фитофаги.

Pachyneuridae Schiner, 1864

Комары с узким удлиненным телом (8-10 мм) и тонкими длинными ногами, внешне несколько похожи на комаров-долгоножек.

Реликтовое семейство, близкое к Hesperinidae и Cramptonomyiidae. Семейство представлено 1 родом *Pachyneura* Zetterstedt с 2 видами. *P. fasciata* Zetterstedt распространен от Европы до Японии, и *P. oculata* Krivosheina et Mamaev описан из Приморского края России. Ископаемые известны с верхней юры.

Комары встречаются редко. Личинки – ксилофаги, живут в пропитанных водой слоях гнилой древесины лиственных пород (*P. fasciata* Zetterstedt) или в более сухих, но гниющих стволах деревьев (*P. oculata* Krivosheina et Mamaev) с черной гнилью. Окукливаются в древесине, имаго вылетают весной, одна генерация в год.

Pallopteridae Loew, 1862

(futter-wing flies)

Среднего размера (3-5.5 мм) мухи с телом желтой или серой окраски, крылья обычно с темными пятнами.

Небольшое семейство: в мировой фауне известно немногим более 50 видов, относящихся к 15 родам; распространены преимущественно в умеренном поясе обоих полушарий. В Палеарктике отмечено более 20 видов из 1 рода *Palloptera* Fallén; в России известны 17 видов. Ископаемые описаны из балтийского янтаря и миоценовых отложений Китая.

Мухи встречаются преимущественно в лесах, на цветках или нижних ветвях деревьев в тенистых местах. Об образе жизни личинок известно мало.

Личинки найдены под корой мертвых стволов деревьев, некоторые в шишках хвойных, где хищничают на личинках других обитателей, таких как Cerambycidae и Scolitidae. Под корой живут личинки *P. usta* Meigen, *P. ustulata* Fallén и *P. orientana* Kovalev. Некоторые личинки обитают в стеблях и соцветиях сложноцветных, зонтичных или злаков. Личинки *Palloptera quinquemaculata* Macquart живут в побегах райграса.

* Pantophthalmidae Bigot, 1882

К этому семейству относятся наиболее крупные мухи из рецентных двукрылых, по внешнему облику сходны с крупными мухами-львинками. Относятся к Brachycera-Orthorrhapha.

Распространены только в Неотропической области, где обитает немногим более 20 видов, принадлежащих к 2 родам. В ископаемом состоянии неизвестны.

Мухи встречаются в лесах. Личинки – ксилофаги, живут в древесине, питаются соком. Окукливаются в древесине у выходного отверстия галереи так, что часть куколки выступает наружу.

Pediciidae Osten-Sacken, 1860

(short-palped crane flies)

Крупные комары, обычно с опушенными глазами. Часто рассматриваются только как подсемейство в составе семейства Limoniidae. Крылья пятнистые или одноцветные, голени всех ног с развитыми шпорами.

Распространены преимущественно в Голарктике и северной части Ориентальной области. В мировой фауне известно около 200 видов из 10 родов.

Личинки живут свободно и питаются как хищники, в основном личинками двукрылых и олигохетами. Большая часть личинок встречается среди мхов, в разлагающихся растениях, почве болот, в иле, вблизи потоков и ключей. Личинки рода *Ula* Haliday живут в плодовых телах грибов.

Pelecorhynchidae Enderlein, 1932

Средней величины (4-15 мм) мухи с телом темной окраски и вздутыми выпуклыми клипеусом и парафациалиями.

Небольшое семейство с 46 видами в мировой фауне, близки к Tabanidae. Семейство включает 3-4 рода: *Glutops* Burgess и *Psedoerinna* Shiraki, которые известны из Палеарктики и Неарктики, неарктический род *Bequaertomyia* Brennan и *Pelecorhynchus* Macquart, распространенный только в Австралии и Чили. В ископаемом состоянии неизвестны.

Виды *Pelecorhynchus* посещают цветки миртовых и (реже) других растений. Самцы концентрируются на вершинах холмов. Палеарктические *Glutops* Burgess выделялись в отдельное семейство Glutopidae; они встречаются на юге Дальнего Востока в лесах. Один вид из наиболее примитивного подсемейства Bequaertomyiinae обитает в Северной Америке.

Личинки развиваются во влажной почве в лесах, хищники.

Periscelididae Oldenberg, 1914

Мелкие (2-5 мм) мухи, сходные по облику с Drosophilidae; тело серое в крупных щетинках. Крылья беловатые, ноги с темными и светлыми перевязями.

Семейство преимущественно неотропического распространения, в Голарктике обитают только виды рода *Periscelis* Loew. Известны в Палеарктике 4 вида, в России встречаются 3 вида. Описаны ископаемые представители (в том числе виды рецентного рода *Periscelis* Loew) из доминиканских янтарей миоценового возраста.

Мухи попадаются в основном на вытекающем соке деревьев, личинок находили в вытекающем забродившем соке или в ходах насекомых-ксилофагов.

* Perissomatidae Colles, 1962

Очень маленькое семейство, в которое входит 1 род *Perissoma* Colles с 4 австралийскими и 1 чилийским видами. Положение его в системе Nematocera не совсем ясно, но часто его помещают в Bibionomorpha, в надсемейства Sciaroidea или Trichoceroidea. Трансантарктическое распространение указывает на достаточно древний возраст семейства. Описаны 3 вымерших вида из 2 вымерших родов из юры Сибири и Монголии.

Комары обитают в лесах, личинки развиваются в плодовых телах болетовых грибов или во влажной листовой подстилке.

Phaeomyiidae Verbecke, 1950

Средней величины мухи (3.2-11 мм) с темно-бурым телом и черно-бурыми крыльями.

Семейство иногда рассматривается как подсемейство в составе семейства Sciomyzidae, включает 1 род *Pelidnoptera* Rondani с 3 видами в Палеарктике. В России встречаются 2 вида: *P. fuscipennis* Meigen и *P. nigripennis* Fabricius. Неописанные вымершие виды найдены в балтийском янтаре.

О биологии известно очень мало. *P. nigripennis* Fabricius был выведен из многоножки *Ommatoiulus* sp. в Португалии.

Phlebotomidae Rondani, 1940 – москиты (рис. 35, *6*)

Очень мелкие насекомые, густо покрытые волосками, с узкими, также покрытыми волосками крыльями. Часто рассматриваются как подсемейство в составе семейства Psychodidae.

Встречаются в основном в аридных регионах, комары часто держатся в норах грызунов. В Палеарктике известны около 100 видов и подвидов из 3 родов: *Phlebotomus* Rondani, *Parvidens* Theodor et Mesghali и *Sergentomyia* França et Parrot. В фауне России встречаются 2 вида с особыми подвидами: *Phlebotomus perfiliewi transcaucasicus* Perfiliev и *P. sergenti similis* Perfiliev на Северном Кавказе. Взрослые самки кровососущие; их медицинское значение очень велико, так как они переносчики кожного и висцерального лейшманиозов.

Личинки почвенные, в лаборатории их развитие занимает около 40 дней при температуре 30 °C.

Phoridae Curtis, 1833 – мухи-горбатки (рис. 40, *4*, *5*)

Мелкие и очень мелкие (0.5-8 мм) двукрылые характерного облика: грудь сильно выпуклая; тело часто несколько сдавлено латерально, с крупными тазиками ног. Крылья с короткими радиальными жилками, проходящими только в основании крыла вблизи костальной жилки. Самки иногда с укороченными крыльями или бескрылые.

Распространены всесветно: в мировой фауне более 3000 видов из 225 родов; около половины видов относится к роду *Megaselia* Rondani. В фауне России – не менее 300 видов, но семейство слабо изучено. Ископаемые (22 рода и около 70 видов) описаны в основном из балтийского янтаря, наиболее ранние находки относятся к верхнему мелу.

Имаго встречаются всюду, в основном во влажных местах, часто на стволах деревьев, в норах, гнездах, пещерах, обычно вблизи разлагающейся органики растительного или животного происхождения, иногда в домах. Мухи быстро бегают, иногда образуют рои. Некоторые самки – хищники, другие посещают цветки растений.

Образ жизни личинок крайне разнообразен. Личинки живут в различных разлагающихся веществах, включая трупы беспозвоночных (моллюсков и др.) и позвоночных. Имаго из родов *Conicera* Meigen и *Metopina* Macquart проникают к трупам в почву на глубину до 1-2 м. Некоторые живут в плодовых телах грибов и вредят при их промышленном разведении. Некоторые виды – специализированные хищники в яйцекладах пауков и моллюсков, на корневых тлях, паразиты личинок божьих коровок (Coccinellidae). Часть видов живет как

комменсалы в гнездах муравьев, термитов и ос. Возможно, некоторые виды паразитируют на позвоночных, так как ряд личинок был обнаружен в кишечном тракте или глазах человека. Некоторые личинки были найдены развивающимися на биологических препаратах, фиксированных формалином. *Conicera tibialis* Smith развивается в захороненных трупах человека в гробах, под землей, на глубине более 2 м, и дает там несколько генераций.

Phthiriidae Becker, 1913

Небольшие мухи с горбатым телом; опушение обычно редкое; часто самцы темно окрашены, а самки более светлые. Характерно вдавление на лбу над антеннами. Включают 2 рода: всесветно распространенный *Phthyria* Meigen и австралийский *Acreotrichus* Macquart. Иногда рассматриваются как подсемейство в Bombyliidae.

Распространены в основном в аридных и семиаридных территориях. Личинки развиваются в яйцевых кубышках саранчевых.

Piophilidae Macquart, 1835 (рис. 44, *4*, *5*)

Мелкие или средних размеров (3-6 мм) мухи черной, бурой или (реже) желтой окраски. Крылья прозрачные или (реже) с темными пятнами.

Распространены всесветно, но наиболее богато представлены в умеренных широтах северного полушария. В мировой фауне известно около 70 видов, в Палеарктике – около 50 видов; в фауне России пока найдены 15 видов. Некоторые синантропные виды космополиты и развезены человеком. В ископаемом состоянии известны из олигоценовых отложений Флориссанта в Колорадо.

Мухи встречаются всюду, включая поселения человека. Наиболее часто ловятся на трупах, других разлагающихся веществах, экскрементах. Личинки развиваются в богатой протеинами среде растительного и животного происхождения, в основном в трупах, остатках мяса, шкурах, костях; некоторые – в гниющих грибах. Космополит, сырная муха *Piophila casei* Linnaeus – серьезный вредитель на пищевых и кожевенных предприятиях. Ее личинки поражают мясо, рыбу, сыр, кожевенное сырье и т.п.; иногда вызывают мийазы у людей. Личинки способны к прыжкам: они сворачиваются в кольцо, цепляются ротовыми крючками за задний конец тела, затем резко разворачиваются и подпрыгивают в воздух, отлетая при этом на расстояние в несколько сантиметров. Личинки близкого вида (*P. vulgaris* Meigen) также развиваются в синантропных условиях: в уборных, на помойках, на трупах животных. Личинки *Piophila* были найдены даже в египетских мумиях.

Pipunculidae Walker, 1834

(big-headed flies)

Мелкие или средней величины мухи (2-10 мм) с очень крупной округлой головой, занятой большими глазами. Самки с прокалывающим яйцекладом.

Распространены всесветно: в мировой фауне известно более 600 видов из примерно 30 родов. В фауне России – около 200 видов. Описаны 6 вымерших видов из миоцена (Флориссант Колорадо) и 5 – из балтийского янтаря; все принадлежат к ныне живущим родам. Имеется сообщение, что найдены также в верхнемеловых отложениях и меловом янтаре Канады.

Мухи попадаются в траве, среди кустарников, сидят на листьях. Полет мух сходен с полетом Syphidae. Все известные виды в личиночной стадии – внутренние паразиты Homoptera, в основном из семейств Cicadellidae, Cixiidae, Flatidae, Fulgoridae, Membracidae, Cercopidae и Delphacidae. Самки откладывают яйца на взрослых нимф, реже (*Verralia* Mik) – на взрослых цикадок. Самка мухи удерживает жертву ногами и вводит яйцо в тело цикадки, прокалывая мембрану между брюшными сегментами. В каждую жертву откладывается только 1 яйцо.

Личинки развиваются как внутренние паразиты в теле цикадок. Молодые личинки употребляют жидкости гемоцеля; взрослые съедают все внутренние органы, оставляя нервную систему и частично пищеварительную до последнего момента.Развитие личинки проходит в брюшке хозяина, затем она покидает его и окукливается в земле. Развитие личинки заканчивается уже во взрослой цикадке. В отличие от большинства высших двукрылых личинки пипункулид проходят только 2 возраста. Каждый род, кроме *Eudorylas* Aszel, приурочен к одному из семейств цикадок; чаще заражаются цикадки из семейств Cicadellidae, Delphacidae и Cercopidae; многие виды демонстрируют специфичность к роду и даже виду хозяина. Степень заражения хозяев достигает в среднем 5-20%, хотя иногда до 60%. Некоторые виды используются как агенты биологической борьбы против вредных цикадок на посевах риса и сахарного тростника в субтропических и тропических регионах.

Platypezidae Fallén, 1815

(flat-fooded flies)

Мелкие и средних размеров мухи (1.5-6.5 мм) с телом от черной (иногда с металлическим блеском) до желтой окраски. Самцы обычно черные, а самки с серым, желтым или серебристым рисунком. Задние лапки утолщены и расширены.

В мировой фауне описано немногим более 200 видов из 22 родов, большинство родов распространены только в Голарктике. В Палеарктике – 75

видов, все встречаются в России. В ископаемом состоянии известны с границы юры и мела.

Мухи живут в лесах, летают или сидят на листьях кустарников, возле лежащих стволов деревьев. Самцы образуют рои на открытых местах среди леса, используя деревья или кустарник как маркер местонахождения роя. Самки влетают в эти рои, копуляция осуществляется в полете. По мнению ряда авторов, мухи активны несколько раз в день, в то время, когда птицы отдыхают и не питаются.

Личинки живут в плодовых телах грибов; некоторые питаются на поверхности гриба; другие – в скоплениях мицелия под корой отмирающих деревьев. Личинки *Agathomyia wankowiczi* Schnabl вызывают образование галлов на твердых полипоровых грибах. Окукливаются в почве, иногда внутри кокона, образованного из частиц грибов и экскрементов.

Platystomatidae Schiner, 1862

Коренастые мухи средних размеров, с длиной тела 4-12 мм, с пятнистыми крыльями и обычно очень широкими лабеллами хоботка.

Одно из обширных семейств акалиптратных двукрылых. Известно более 1000 видов из 50 родов. Распространены всесветно, наибольшее видовое разнообразие – в тропических районах Азии, Африки и Австралии. Там они представлены разнообразными формами, в том числе с глазами на выростах головы, как у Diopsidae. В Палеарктике – около 80 видов из 7 родов, в фауне России – 11-14 видов. Ископаемые известны из эоцена/олигоцена.

Мухи попадаются среди травы, во влажных местах, на листьях и стволах деревьев. Мухи привлекаются цветами, разлагающимися плодами, экскрементами. Образ жизни личинок изучен слабо; личинки найдены в живых или разлагающихся растениях, вытекающем соке деревьев, клубеньках бобовых, а также в трупах. Личинки – фитофаги или сапрофаги, но некоторые, возможно, хищники. Личинки *Rivellia* Robineau-Desvoidy развиваются в клубеньках на корнях бобовых растений и, по-видимому, снижают нитрогенный метаболизм растения. Некоторых личинок *Platystoma* Meigen выводили из плодовых тел грибов. Личинки некоторых видов способны к прыжкам, подобно личинкам Piophilidae.

Pleciidae Duda, 1930

Средних размеров или крупные (10-17 мм) комары с удлиненным телом черной окраски, грудь и брюшко часто коричнево-красные. Крылья затемненные.

Небольшое семейство, ранее включаемое в состав Bibionidae. Распространены всесветно, но наиболее богато представлены в тропиках. В преде-

лах Палеарктики более обычны на Дальнем Востоке. В Палеарктике – 2 рода: *Penthetria* Meigen и *Plecia* Wiedemann. В фауне России найдены 4 вида.

Комары попадаются в лесу, во влажных местах; редки. Личинки развиваются в подстилке, в разложившейся древесине, живут большими скоплениями.

Pseudopomyzidae McAlpine, 1966

Небольшие мухи (2-4 мм) черной или черной с желтым окраски.

В семействе – 7 монотипических родов, известных из Голарктики, Ориентальной и Неотропической областей. В Палеарктике встречаются 3 рода: *Pseudopomyza* Strobl, *Tenuia* Malloch и *Polypathomyia* Krivosheina, каждый с 1 видом; все также найдены и на территории России. Один вымерший род и вид описан из балтийского янтаря (эоцен/олигоцен).

Образ жизни известен только для *Polypathomyia stackelbergi* Krivosheina, личинки которого развиваются под корой гнилых стволов маакии и калопанокса на юге Приморского края России.

Psilidae Macquart, 1835 (рис. 44, *7*, *8*)

(root flies)

От мелких до средних размеров мухи (3-8 мм) с удлиненным телом черной или желтой окраски и сильно скошенным назад лицом; голова почти треугольная в профиль. Крылья прозрачные.

Распространены преимущественно в Голарктике, немногие виды известны из Афротропической, Ориентальной и Неотропической областей. В мировой фауне – примерно 200 видов из 5 родов. В Палеарктике – около 100, в фауне России – 80 видов.

В ископаемом состоянии крайне редки, описаны из балтийского янтаря (эоцен/олигоцен) и миоценовых отложений.

Преимущественно лесные двукрылые; имаго держатся в траве, на листьях кустарников, предпочитают влажные места, изредка попадаются на цветках. Личинки – фитофаги на различных растениях, живут в стеблях, на корнях, иногда вызывают галлы; некоторые встречаются под корой деревьев. Виды рода *Psila* Meigen развиваются преимущественно на двудольных, виды рода *Loxocera* Meigen – на однодольных. Личинки *Chyliza vittata* Meigen живут на корнях орхидных.

Экономическое значение имеют морковная муха *Psila rosae* Fabricius (вредит корнеплодам моркови и других зонтичных), а также *P. nigricornis* Meigen, *P. limbatella* Zetterstedt и *P. bicolor* Meigen, повреждающие корни хризантем.

Psychodidae Newman, 1834 – бабочницы (рис. 34, *7-8*)

(moth flies)

Мелкие комарики (до 3.5 мм) с телом и крыльями, покрытыми чешуйками; крылья сложены крышеобразно. Поперечные жилки на крыле имеются только в основании крыла.

Распространены всесветно, описано в мировой фауне около 2000 видов. В Палеарктике изучены недостаточно; известно более 500 видов, принадлежащих к 40 родам. В фауне России – не менее 200 видов, но они никогда специально не изучались. Ископаемые описаны в основном из мексиканского и балтийского янтарей, хотя 1 род известен из юрских отложений Сибири.

Комары попадаются во влажных местах, у воды; некоторые виды имеют ночную активность, а днем сидят в затененных местах. Некоторые виды размножаются партеногенетически. Наземные личинки живут в разнообразных, влажных богатых органикой субстратах. Многие личинки развиваются в отбросах на помойках, в мертвых моллюсках, в трупах других животных, в грибах. Виды *Philosepedon* Eaton, развивающиеся в мертвых моллюсках, откладывают личинок 3-го возраста. Некоторые виды *Psychoda* Latreille часто попадаются в домах, в городских условиях, в туалетах и ванных комнатах. Личинки *Psychoda albipennis* Zetterstedt могут вызывать мийазы у человека.

Представители 3 подсемейств (Sycoracinae, Horaiellinae, Psychodinae) имеют водных и полуводных личинок, которые развиваются в ручьях и родниках, по их берегам. Среди них выделяются несколько экологических групп: а) сапрофилы – живут в листовом опаде и другой органике; б) псаммофилы – живут в пески и иле; в) петримадиколы, обитающие на поверхности камней в зоне брызг водопадов, на скалах, и г) бриофилы, живущие в моховых подушках. Некоторые виды выносят значительное засоление и загрязнение. Многие виды развиваются в загрязненных водах и даже в жидком навозе. Окукливание – в местах развития личинок. В синантропных условиях, иногда в ванных комнатах городских квартир, наиболее часто встречаются *Psychoda alternata* Say и *P. phalaenoides* Linnaeus.

Ptychopteridae Osten-Sacken, 1862

(false crane flies, phantom crane flies)

Средних размеров или крупные комары (7-15 мм) с длинными ногами и удлиненным телом, по внешнему облику сходны с комарами-долгоножками. Крылья часто с темными пятнами, голени с заметными шпорами.

Распространены всесветно. В мировой фауне описано немногим более 60 видов. В Палеарктике известно 26 видов, принадлежащих к 2 родам:

Ptychoptera Meigen и *Bittacomorphella* Alexander; последний род представлен только 2 видами в Японии. В фауне России найдены 15 видов. Ископаемые описаны из юры Сибири.

Комары встречаются возле воды. Личинки водные, живут в илу по краям потоков, озер, прудов и в других местах с большим скоплением органики; обладают длинным втягивающимся сифоном, образованным последними сегментами брюшка, на вершине которого расположены задние дыхальца. По типу питания – сапрофаги.

Pyrgotidae Schiner, 1868 (рис. 44, *9*)

Средних размеров мухи (5-13 мм) темной или желтой окраски, крылья с темными пятнами и перевязями. Самки с удлиненным прокалывающим яйцекладом.

Распространены всесветно, но преобладающее большинство ограничено тропиками. В мировой фауне описаны 350 видов из 50 родов. В Палеарктике – не более 10-15 видов. В России – 3-5 видов, распространены в основном на юге Дальнего Востока. Описан 1 ископаемый вид рецентного рода *Campylocera* Macquart из копала Южной Азии (голоцен).

Мухи имеют сумеречную и ночную активность, летят на свет. Личинки развиваются как внутренние паразиты пластинчатоусых жуков (Scarabeidae). Самки откладывают яйца в брюшко жуков, прокалывая их тело яйцекладом на мягкой дорсальной стороне, когда жук находится в полете и спинная часть брюшка открыта. Жук умирает, когда личинка достигает 3-го возраста, и она окукливается внутри пустой оболочки хозяина.

Rachiceridae Loew, 1862

Довольно крупные мухи (4-14 мм) с удлиненным телом, сходные по внешнему облику с Xylophagidae, но с гребенчатыми антеннами. Флагеллум антенны состоит из 13-29 члеников, вентральная часть которых вытянута в длинный отросток. Хоботок длинный, хорошо развит.

Распространены в основном в Ориентальной области, Неарктике и Неотропике. Ископаемые описаны из балтийского янтаря (эоцен/олигоцен). Включают 3 рода, из которых наиболее обычен *Rachicerus* Walker. Этот род состоит из 66 видов и неизвестен в Африке, Австралии и на юге Южной Америки. В Палеарктике известны 3 вида рода *Rhachicerus* Walker из Испании, Китая и Японии. В России пока не найдены. Личинки североамериканского вида *R. nitidus* Johnson – хищники, живут под корой мертвых стволов деревьев, в частности Ficus sycomore.

Rhagionidae Latreille, 1802 – мухи-бекасницы (рис. 36, *5*)

(snipe flies)

Крупные или средней величины, реже мелкие (2-20 мм) мухи с узким удлиненным брюшком; крылья прозрачные или с бурыми пятнами и хорошо выраженным бурым или желтым глазком. Хоботок обычно короткий. Окраска тела от желтой до черной. Голени часто с вершинными шпорами. Костальная жилка обходит все крыло.

Распространены всесветно, в мировой фауне известно около 500 видов из 20 родов. В Палеарктике обитает 147 видов, наиболее обширные роды – *Chrysophilus* Macquart и *Rhagio* Fabricius. В России – около 100 видов, специально никогда не изучались. В ископаемом состоянии хорошо представлены многими родами и видами, начиная с ранней юры.

Мухи обычны в лесах, держатся в траве, на листьях кустарников, стволах деревьев. Некоторые (как обычный в лесах *Rhagio scolopaceus* Linnaeus) сидят на стволах деревьев всегда головой вниз, высматривая добычу. Виды рода *Ptiolina* Zetterstedt характерны для тундры и высокогорий. Мухи – хищники, ловят мелких насекомых с мягкими покровами; некоторые, – возможно, кровососы (*Bolbomyia* Loew, *Symphoromyia* Frauenfeld); другие питаются нектаром на цветках.

Личинки развиваются в почве, подстилке, гнилой древесине; вероятно, большинство из них – хищники. Личинки некоторых видов *Ptiolina* Zetterstedt и *Spania* Meigen минируют печеночные и настоящие мхи. Личинки этих видов – зеленые по окраске. Личинки *Chrysopilus* Macquart живут по берегам текучих вод.

Rhinophoridae Robineau-Desvoidy, 1863

(woodlouse flies)

Небольшие черные мухи с узким телом и четко отделенными головой, грудью и брюшком. Размер тела 3-7 мм.

Распространены в Палеарктике, Ориентальной и Афротропической областях. В мировой фауне известно около 90 видов из 23 родов. Наибольшее видовое разнообразие – в Средиземноморье и в Южной Африке. В фауне России найдены 13 видов. В ископаемом состоянии неизвестны.

Личинки 6 родов паразитируют в мокрицах (наземные Isopoda); некоторые виды хищничают в яйцевых коконах пауков (виды *Melanophora* Meigen), а виды *Cinochira* Zetterstedt паразитируют в клопах; один неарктический вид известен как паразит моллюсков. Единственная группа двукрылых, паразитирующая в Crustaceae; некоторые другие двукрылые развиваются только в мертвых ракообразных. Яйца откладываются свободно, вне хозяина. Взрослая личинка окукливается внутри пустой шкурки хозяина.

* Rhinotoridae Williston, 1896

Небольшое семейство, состоящее из 14 видов и 3 родов. Распространены в Америке от юго-запада США до Бразилии. Иногда к этому семейству относят род *Cairnsimyia* Malloch из Австралии и Новой Гвинеи, но часто его включают в Heleomyzidae в составе трибы Rhinotorini. Ранее семейство рассматривалось в составе Ropalomeridae. В ископаемом состоянии неизвестны.

Мухи сидят на стволах деревьев, потребляют выступающий сок. Личинки развиваются в ходах жуков в древесине.

* Richardiidae Loew, 1868

Небольшое семейство, включающее около 170 видов из 8 родов. Известны только из западного полушария, в основном распространены в Неотропческой области, но заходят также на юг США. Ископаемые описаны из эоцена/олигоцена.

Мухи встречаются на цветах. Личинки найдены в цветках некоторых тропических растений или в побегах злаковых трав, где повреждают точку роста. Имаго некоторых видов привлекаются в ловушки с ферментированными фруктами. Личинки ряда видов –, возможно, сапрофаги на разлагающихся веществах растительного происхождения.

Risidae Papp, 1977

Очень мелкие мухи (1-2 мм) с блестящим черным телом, длинным хоботком и сильно редуцированным жилкованием крыльев.

Известны только из Палеарктики, описаны 2 рода: *Risa* Becker и *Achaetorisa* Papp. В ископаемом состоянии неизвестны. Мухи – обитатели аридных ландшафтов. Образ жизни личинок неизвестен. В последнее время их включают в состав Ephydridae.

* Ropalomeridae Schiner, 1868

Небольшое семейство, включает около 30 видов из 8 родов, известны только из тропиков и субтропиков западного полушария, 1 вид встречается в Северной Америке во Флориде. В ископаемом состоянии неизвестны.

Мухи привлекаются соком, вытекающим из стволов деревьев, преимущественно пальм, а также гниющими частями деревьев папайи. Личинки были найдены в соке деревьев или в гниющей древесине, иногда поврежденной термитами.

Sarcophagidae Macquart, 1834 – серые мясные мухи (рис. 48, *4-11*) *(flesh flies)*

Крупные, реже средней величины (4-12 мм) коренастые мухи серой окраски с полосами на груди и шашечным рисунком на брюшке. Более мелкие

представители – с серебристыми пятнами на голове. Тело в крепких щетинках.

Распространены всесветно, описано около 2500 видов из 400 родов, наиболее богата фауна тропиков. В Палеарктике – более 500, в России – около 300 видов. Известны 2 ископаемых остатка (один из балтийского янтаря), которые не описаны подробно.

Мухи встречаются всюду, посещают трупы, отбросы, держатся на листьях, сидят на почве, камнях; самки часто встречаются на цветах, а также образуют скопления на возвышенных местах рельефа и других освещенных солнцем местах. Самки (за небольшим исключением) – живородящие или яйцеживородящие. Многие виды входят в состав синантропных комплексов и играют заметную роль в механическом переносе инфекций, главным образом кишечных. Места развития личинок крайне разнообразны. Личинки связаны в основном с животными или их экскрементами. Широко представлены факультативные или облигатные формы хищничества и паразитизма. Первичным способом питания была некрофагия. Некрофильные формы заселяют свежие трупы, в основном мелких животных. Некрофаги могут хищничать за счет других некробионтов. Облигатные паразиты позвоночных – мухи рода *Wohlfartia* Brauer et Bergenstam, личинки которых вызывают мийазы у теплокровных и холоднокровных животных. Многие виды – факультативные и облигатные паразиты насекомых: прямокрылых, богомолов, жуков-чернотелок, пластинчатоусых жуков, а также дождевых червей, наземных гастропод; некоторые хищничают в яйцевых коконах пауков и кубышках саранчевых. Эндопаразиты саранчевых (*Blasoxipha* Loew и близкие роды) откладывают живых личинок на своих хозяев. Личинки многих видов живут в гнездах термитов, муравьев и других общественных перепончатокрылых. Виды подсемейства Miltogrammatinae – инквилины в гнездах жалящих перепончатокрылых (ос, пчел, шмелей), живут как клептопаразиты и потребляют запасы корма хозяина, хотя иногда используют в пищу яйца и личинок хозяев. Некоторые виды *Ravinia* Robineau-Desvoidy и близких родов – копрофаги, личинки развиваются в навозе и экскрементах. У многих видов спектр питания личинок очень широк, и именно такие виды переходят к синантропному образу жизни.

Саркофагиды могут служить индикатором степени синантропизации ландшафтов и использоваться для мониторинга состояния среды. В природе существенна их роль как санитаров, уничтожающих трупы животных. Некоторые виды могут вызывать кишечные мийазы у животных и человека. Личинки *Bercaeae haemorrhoidalis* Fallén могут развиваться в кишечном тракте человека. Мухи-вольфартии наносят существенный вред животноводству. Многие виды – некрофаги (особенно виды рода *Sarcophaga* Meigen), ис-

пользуются в криминалистике. Личинки *Senotainia tricuspis* Meigen известны как паразиты медоносной пчелы.

Scathophagidae Robineau-Desvoidy, 1830 (рис. 46, *1*) ***(dung flies)***

Средней величины мухи (обычно 5-11 мм) с удлиненным телом, от желтой до черной окраски, иногда в густых длинных волосках. Глаза широко расставлены у обоих полов. На голове за глазами обычно имеются светлые, довольно длинные волоски. Распространены в основном в северном полушарии, наиболее обычны в зоне лесов и тундры, а также в горах. В мировой фауне описано около 360 видов из 66 родов. *Scathophaga stercoraria* Linnaeus – космополит, развезен по всему свету, кроме Австралии. В Палеарктике – около 130 видов, в России – 115-120 видов. Пять ископаемых видов из 3 родов описаны из третичных отложений (эоцен/олигоцен).

Мухи встречаются в лесах, лугах, обычны на болотах, проникают на север до Шпицбергена, а в горах – до высоты 4300 м. Взрослые мухи, – очевидно, хищники других насекомых. Личинки многих видов – фитофаги, но некоторые – сапрофаги или хищники. Фитофаги развиваются в стеблях осок (Carex), ситников (Juncus), камыша (Scirpus), щавеля (Rhumex), ревеня (Rheum), орхидных и лилейных. Личинки *Cleigastra apicalis* Meigen живут в растениях, в ходах других насекомых и питаются их экскрементами или мертвыми обитателями. Личинки наиболее обычного вида *Scathophaga stercoraria* Linnaeus живут в навозе и хищничают на личинках других насекомых. Некоторые хищные личинки живут в водных или полуводных условиях; из них наиболее обычен *Spaziphora hydromyzina* Fallén, встречающийся в стоячих водах и питающийся олигохетами и хирономидами.

Виды *Amaurosoma armillatum* Zetterstedt и *A. flavipes* Fallen повреждают колосья ржи и тимофеевки и имеют экономическое значение в сельском хозяйстве.

Scatopsidae Newman, 1834 – комары-гнильницы (рис. 34, *9*)

Мелкие (0.5-4 мм) коренастые комары, тело темноокрашенное, иногда с желтыми пятнами. Антенны короткие, из 5-10 флагелломеров; глаза обычно голоптические. Жилкование крыльев редуцированное, передние жилки приближены к костальному краю.

Распространены всесветно. В мировой фауне известно около 350 видов из приблизительно 30 родов. В Палеарктике – немногим более 100 видов и 21 род. В фауне России – не менее 80 видов, но изучены они слабо. Некоторые виды *Scatopse notata* Linnaeus, *Coboldia fusca* Meigen – космополиты, раз-

везены по всему свету. В ископаемом состоянии отмечены, начиная с верхнего мела.

Комары попадаются на открытых местах, от уровня моря до альпийских лугов; некоторые живут в лесах; весьма обычны они в синантропных условиях. Некоторые виды – мирмекофилы. Комары держатся на цветках растений, где питаются нектаром. Для некоторых видов характерны большие скопления на небольшом пространстве. Иногда образуют рои на высоте 5-8 м над землей. Для *Anapausis baueri* Fritz известен партеногенез.

Образ жизни личинок исследован слабо. В основном личинки обитают в разлагающихся веществах растительного и животного происхождения, иногда – в сильно разжиженных субстратах. Они обычны в навозе, лесной подстилке (*Apiloscatopse* Cook), богатой гумусом почве, часто засоленной (*Parascatopse* Cook), в гниющих овощах, в трухе дупел, в гнилой древесине (*Ectaenia* Enderlein), под корой отмерших деревьев (*Arthria* Kirbi, *Rhexoza* Enderlein), иногда в грибах (*Scatopse* Geoffroy, *Apiloscatopse* Cook). Некоторые (*Colobostema* Enderlein, *Holoplagia* Enderlein) развиваются в гнездах пчел и муравьев. Личинки *H. transversalis* Loew живут в гнездах муравья *Lasius fuliginosus*.

В синантропных условиях наиболее обычны *Scatopse notata* Linnaeus, *Coboldia fuscipes* Meigen и *Swammerdamella brevicornis* Meigen. Два первые вида развезены человеком по всему свету. *C. fuscipes* Meigen развивается часто в сильно разжиженных субстратах, и однажды была найдена довольно длительно существующая популяция, развивающаяся на рептилиях, хранящихся в формалине. Личинки развивались в частях субстрата, которые находились выше уровня жидкости.

Scenopinidae Fallén, 1817 – мухи-темнушки (рис. 39, *8*)

(window flies)

Мелкие, реже средней величины мухи (2-6 мм) с уплощенным телом, преимущественно черные, иногда с белыми полосами на брюшке.

Распространены всесветно, но особенно многочисленны в аридных и семиаридных регионах. В мировой фауне известно около 300 видов из 17 родов. В Палеарктике отмечено около 70 видов из 8 родов. В России найдено около 20 видов. Некоторые виды – космополиты. Ископаемые впервые отмечены в средней юре.

Мухи в основном – ксерофилы, встречаются среди травянистой растительности в степях, полупустынях, посещают для питания цветки с открытыми нектарниками. Некоторые виды, особенно *Scenopinus fenestralis* Meigen и *S. glabrifrons* Meigen, иногда в массе встречаются в домах, на окнах.

Личинки – хищники, очень подвижные, способные высоко подпрыгивать, нападают на личинок жуков и бабочек, на клещей. Встречаются в сухих растениях, трухе дупел, в ходах в древесине, в сухих трутовиках, в гнездах млекопитающих, птиц, термитов и ос, в домах (в скоплениях пыли). Для синантропных видов (как *Scenopinus fenestralis* Meigen и близких видов) как места обитания в домах могут служить скопления пыли под коврами, гнезда ласточек, голубятни, курятники. Некоторые личинки рода *Scenopinus* Latreille способны вызывать мийазы у человека.

* Sciadoceridae Schmitz, 1929

Небольшое семейство, представлено только 2 видами, известными из южного полушария. 1 вид из рода *Sciadocera* White живет в Австралии и 1 – в Южной Америке (Патагония). Ископаемые известны из северного полушария, описаны из балтийского янтаря (эоцен/олигоцен).

Небольшие мухи с жилкованием, промежуточным между Phoridae и Ironomyiidae. Встречаются во влажных лесах. Личинки –, вероятно, некрофаги.

Sciaridae Billberg, 1820 – почвенные комарики, или детритницы

Мелкие до средних размеров (0.6-10 мм) темноокрашенные комары с относительно недлинными ногами без длинных шпор на вершинах голеней. Глаза слиты над основаниями антенн, образуя глазной мост. Антенны 16-члениковые, за исключением самок рода *Parapnyxa* Mohrig et Mamaev. Некоторые виды бескрылые, для некоторых видов известны крылатые и бескрылые формы.

Широко распространены по всем континентам и океаническим островам, некоторые виды развезены человеком. Известно более 1000 видов в мировой фауне, относящихся к 50 родам. В Палеарктике – не менее 25 родов и около 800 видов. В России изучены слабо, но обитают, по-видимому, не менее 300 видов. Наиболее ранние ископаемые находки известны из нижнемеловых янтарей. Многочисленны в балтийском янтаре.

Комары летают медленно, держатся во влажных затененных местах, близко к поверхности почвы; некоторые живут в пещерах, в норах мелких млекопитающих. Комары живут недолго, некоторые питаются на цветках. Роев обычно не образуют. Личинки – в основном сапрофаги, сапромицетофаги, реже мицетофаги, фитосапрофаги. Личинки живут в почве, подстилке, экскрементах, гниющей древесине, под корой, в других гниющих субстратах, в гнездах мелких млекопитающих и птиц, в пещерах; некоторые – в грибах, шишках хвойных. Ряд видов вредит шампиньонам при их культивировании, огурцам в теплицах, иногда хранящимся ово-

щам. Известно массовое передвижение личинок *Sciara militaris* Nowicki и *S. thomae* Linnaeus, называемых „ратным червем", которые образуют колонну 8-25 см шириной и до 2-3 м длиной. Причины таких передвижений неизвестны. Считается, что передвигающиеся личинки не окукливаются и умирают.

Многие личинки обнаруживаются в корнях или проникают в стебли разных растений, в том числе культивируемых, особенно часто в закрытом грунте. Небольшие темные комарики, появляющиеся в квартирах, где выращивают цветы в цветочных горшках, – это Sciaridae; обычно это – виды *Bradysia amoena* Winnertz или *B. paupera* Tuomikoski. Грибам при их промышленном разведении вредят *Licoriella solani* Winnertz, *L. auripila* Winnertz и *Bradysia brunnipes* Meigen. Виды рода *Bradysia* Winnertz (*B. amoena* Winnertz, *B. paupera* Tuomikoski, *B. tricici* Coquillett), *Pnyxa scabiei* Hopkins и *Plastosciara perniciosa* Edwards вредят огурцам в теплицах.

Sciomyzidae Fallén, 1820 (рис. 44, *10*)

(marsh flies, snail-killing flies)

Средних размеров или мелкие мухи (2.5-10 мм) обычно с удлиненным телом, от блестяще-черной до желтой окраски, крылья часто пятнистые.

В мировой фауне известно около 600 видов из 60 родов. В Палеарктике обитает 160 видов. В фауне России – 105-110 видов. Ископаемые описаны из миоценовых сланцев Колорадо и балтийского янтаря. Имеется указание на нахождение неописанных видов в нижнемеловых отложениях Испании.

Мухи держатся на болотах, по берегам водоемов, на влажных лугах. Личинки (изучен образ жизни 200 видов) – хищники или паразиты наземных или водных легочных моллюсков, в том числе слизней и пресноводных двустворчатых моллюсков, реже питаются кладками яиц моллюсков (род *Antichaeta* Haliday). Некоторые – некрофаги, питаются мертвыми моллюсками и трупами других беспозвоночных. Стратегии развития у хищников и паразитов различны. У хищников (*Tetanocera* Dumeril и близкие роды) самка откладывает яйца на растения, личинка самостоятельно отыскивает жертву и в течение развития съедает до 30 моллюсков. У паразитов, обычно живущих на наземных моллюсках, самка отыскивает жертву, откладывает яйца на раковину; личинка развивается за счет одного моллюска и окукливается после его гибели в пустой раковине. Между этими двумя типами развития имеются многочисленные переходы.

Сциомизиды используются в биологической борьбе с моллюсками – вредителями растений и моллюсками – промежуточными хозяевами гельмин-

тов – паразитов сельскохозяйственных животных, и ряд видов акклиматизирован для этих целей в различных местах.

Sepsidae Walker, 1833 – муравьевидки (рис. 44, *6*)

Небольшие мухи (2-6 мм) характерного облика, сходные с муравьями. Тело темной окраски, иногда с металлическим блеском, сужено в основании брюшка. Крылья обычно с темным пятном у вершины.

Распространены всесветно. В мировой фауне известно около 300 видов из 21 рода, наибольшее видовое разнообразие – в Афротропической области. Ряд видов – космополиты, вероятно, развезены человеком. В Палеарктике – около 60 видов, в фауне России – 35-40 видов. Ископаемые известны из третичных отложений (эоцен/олигоцен), описаны 5 видов из 3 родов, в том числе из 2 рецентных родов.

Мухи выкашиваются в траве, часто весьма многочисленны на экскрементах животных и человека, на других разлагающихся субстратах, иногда попадаются на цветах. Мухи, двигаясь по субстрату, характерно вибрируют крыльями. Некоторые виды связаны с муравьями. Личинки развиваются в различных разлагающихся веществах: трупах, навозе, водорослях по берегам морей, в гниющих грибах, немногие – в гнездах общественных перепончатокрылых, например *Themira lucida* Staeger. Они – существенный компонент в комплексе организмов, разлагающих навоз, трупы и другие гниющие вещества. Многие виды встречаются около скотных дворов и в других синантропных условиях. Наиболее обычны *Sepsis punctum* Fabricius, *S. cynipsea* Linnaeus и *S. violacea* Meigen.

Simuliidae Newman, 1834 – мошки (рис. 35, *4, 5*) ***(black flies)***

Коренастые комары (1.2-6 мм) с телом черной, серой или желтоватой окраски, иногда с серебристыми пятнами на груди и ногах.

Распространены всесветно. Известно в мировой фауне более 1500 видов. В Палеарктике – более 700 видов из 10-15 родов. В фауне России насчитывается 560 видов. Ископаемые известны, начиная с верхней юры.

Комары – факультативные кровососы млекопитающих, включая человека и птиц, очень назойливые. Вводимая при укусе токсичная слюна вызывает сильное раздражение, припухлость и покраснение кожи. Молодняк скота при обильном нападении может иногда погибать. Наиболее часто на домашних животных и человека нападают *Gnus cholodkovskii* Rubzov, *Boophthora erythrocephala* De Geer, *Bissodon maculatus* Meigen, *Wilhelmia lineata* Meigen, *W. equina* Linnaeus, *Odagmia ornata* Meigen. Опасность мошек увеличивается тем, что они переносят различные заболевания, вызываемые вирусами,

филариями и простейшими: онхоцеркозы, лейкоцитозы и др. Самцы образуют брачные рои. Созревание яиц может быть облигатноавтогенным, облигатно-неавтогенным или автогенным только в первом гонотрофическом цикле.

Личинки водные, реофилы, развиваются в текучих водах от горных ручьев до крупных рек, встречаются в водопадах, изредка заселяют медленно текучие воды. Личинки и куколки в потоках прикреплены к камням, водорослям и другим неподвижным субстратам, но личинки меняют свое положение 5-7 раз в день. Личинки имеют 6-9 возрастов в зависимости от температуры развития. Личинки большинства видов питаются как фильтраторы растительными остатками, диатомовыми и другими водорослями; некоторые соскребают корм с камней, иногда поедают мелких хирономид и других беспозвоночных. Перед окукливанием плетут фунтикообразный кокон. Личинки служат кормом многим видам промысловых рыб.

Siphonellopsidae Duda, 1932

Небольшие мухи весьма разнообразного облика, ранее относились ко многим родам, в настоящее время почти все включаются в род *Apotropina* Lamb (= *Lasiopleura* Becker). Наибольшее видовое разнообразие отмечено в Австралии и Неотропической области. В Палеарктике из этого рода представлены 2 вида. Кроме того, в Палеарктике распространен род *Siphonellopsis* Strobl с 1 видом *S. lacteibasdis* Strobl. Рассматриваются часто как подсемейство в Chloropidae. Мухи держатся у пресных водоемов и по берегам морей. Преимагинальные стадии неизвестны.

* Somatiidae Hendel, 1935

Некрупные мухи с телом до 5 мм длиной.

Небольшое семейство из серии Acalyptratae, включающее 1 род *Somatia* Schiner с 7 видами, известно только из Неотропической области. Иногда их включают в семейство Periscelididae. Образ жизни неизвестен.

Sphaeroceridae Macquart, 1835 (рис. 45, *14*)

(lesser dung flies)

От мелких до очень мелких мух (0.5-4 мм) обычно с темноокрашенным телом, некоторые с укороченными крыльями или бескрылые. 1-й членик задних лапок всегда укорочен и утолщен.

Широко распространены по всему свету; многие виды – космополиты, развезены человеком. Всего в мировой фауне – не менее 1000 видов. В Палеарктике обитает более 300 видов из 34 родов. В России изучены слабо, известно не более 120 видов. Ископаемые описаны из эоцена/олигоцена.

Имаго держатся в траве, подстилке, на почве, в норах млекопитающих, пещерах. Они – плохие летуны, и многие (даже крылатые формы) практически не летают. Число форм с укороченными крыльями и бескрылых среди этого семейства пропорционально больше, чем среди других двукрылых. Личинки по типу питания – сапрофаги в широком понимании этого слова, населяют разлагающиеся вещества разного происхождения: навоз, экскременты, гниющие грибы, водоросли, растительные остатки, трупы. Однако, возможно, обитая тут, личинки для питания используют только низшие грибы, развивающиеся в этих средах. Роль сфероцерид в утилизации отмирающей органики весьма велика. Многие виды – синантропы, пупарии мух часто находят при археологических раскопках. Виды, развивающиеся в трупах, имеют значение в криминалистике. Некоторые виды связаны с гнездами шмелей, ос и муравьев; многие обитают в пещерах; ряд видов развивается в навозных шарах жуков-скарабеев.

Stenomicridae Papp, 1984

Очень мелкие мухи с узким телом (1-2 мм) светлой окраски. Характерная особенность – отсутствие оцеллярных щетинок на глазковом треугольнике, который расположен посередине длины лба, а не у его заднего края, как обычно. Ранее виды этого семейства включались в состав Asteiidae, иногда рассматриваются в составе семейств Periscelididae или Anthomyzidae.

Распространены всесветно, всего описано в мировой фауне 20 видов из 2 родов, из них наиболее обычен *Stenomicra* Coquillett. В Палеарктике известны 5 видов этого рода. В России специально не изучались.

Мухи попадаются редко, образ жизни палеарктических видов неизвестен. На Гавайских островах личинки были обнаружены в основании влагалищ злаков, наполненных водой.

Stratiomyidae Latreille, 1802 – мухи-львинки (рис. 36, *6-9*) ***(soldier flies)***

От крупных до мелких мух (2-20.5 мм) с узким или широким уплощенным телом, что особенно заметно на брюшке; реже брюшко почти шаровидное. Окраска от целиком черной до черной с яркими желтыми, зелеными или белыми пятнами и перевязями; иногда тело металлической окраски. Щиток часто с вершинными шипами.

Распространены всесветно, наиболее богато представлены в тропиках и субтропиках. В мировой фауне известно 2600 видов из 400 родов. В Палеарктике обитает около 374 вида их 53 родов, в России – не менее 100 видов. Ископаемые известны, начиная со средней юры.

Мухи попадаются в траве, у воды, на цветах; некоторые – обитатели лесов (*Beris* Latreille и близкие роды, *Pachygaster* Meigen и близкие роды). Личин-

ки водные и наземные, обитают в различных средах. Водные личинки живут в стоячих (*Stratiomys* Geoffroy, *Odonthomyia* Meigen, *Oplodontha* Rondani, *Nemotelus* Geoffroy) или текучих водах (*Oxycera* Meigen); личинки *Oxycera* Meigen встречаются также во влажном мху или в гидропетрических условиях. Обычно личинки живут в прибрежной части водоема под тонким слоем воды. Наземные личинки живут в почве (*Beris* Latreille, *Allognosta* Osten-Sacken), некоторые в навозе и разлагающихся веществах преимущественно растительного происхождения (*Sargus* Fabricius, *Microchrysa* Loew, *Ptecticus* Loew). Изредка их обнаруживают в трупах животных. Большинство личинок – сапрофаги, детритофаги; некоторые водные личинки – альгофаги. Личинки подсемейства Pachygasterinae встречаются под корой и в ходах ксилофагов на хвойных и лиственных породах; вероятно, они – некрофаги. Личинки *Clitellaria ephippium* Fabricius развиваются в гнездах муравьев. Некоторые личинки – фитосапрофаги, особенно среди Chiromyzinae. Личинки *Adoxomyia* Kertesz живут в корнях отмирающих крупных зонтичных растений. *Hermetia illucens* Linnaeus развезена по многим странам, в том числе европейским. Окукливаются внутри шкурки личинки последнего возраста, которая образует своеобразный пупарий.

У водных личинок кутикула импрегнирована кальцием. Это позволяет им заселять сильно загрязненные водоемы со стоками животноводческих ферм, засоленные водоемы с содержанием соли до 10 ‰, горячие источники, прибрежные зоны морей. Некоторые личинки *Stratiomys* Geofroy были найдены в Мертвом море (Израиль) с соленостью 30 ‰. Некоторые водные личинки обитают в горячих источниках с температурой до 40-50 °C.

Streblidae Kolenati, 1863

Мелкие мухи (1.5-5 мм) с телом в густых щетинках, крылатые или чаще бескрылые.

Широко распространены в тропиках и субтропиках, наиболее разнообразны в Неотропической области. Описаны 250 видов из 30 родов. В Палеарктике найдены 10 видов из 3 родов. В России пока не найдены. В ископаемом состоянии не известны.

Мухи – облигатные эктопаразиты летучих мышей, питаются кровью. Паразитируют на летучих мышах, не зимующих в средних широтах. Развитие с аденотрофическим живорождением. Личинки живут в теле матери и питаются секретом специальных „молочных" желез. Самка откладывает личинку 3-го возраста в местах отдыха хозяев, и личинка сразу окукливается. Самки *Ascodipteron* Adensamer, когда выходят из куколки, выглядят, как и другие представители семейства, но, попав на подходящего хозяина, внедряются под кожу хозяина и превращаются в некое мешковидное создание, в котором трудно

узнать муху. Крылья и ноги при этом теряются, а 1-й сегмент брюшка превращается в мембранозный мешок, охватывающий остальное тело.

Strongylophthalmyidae Hendel, 1917

Средней величины мухи (4-6 мм) с черным удлиненным телом, длинными ногами и узкими крыльями.

Семейство включает 2 рода: *Strongylophthalmyia* Hellén и *Nartshukia* Shatalkin. Первый род включает 8 видов в Палеарктике, 31 вид в Ориентальной области, 1 – в Северной Америке и 1 – на Мадагаскаре. *Nartshukia* – ориентальный род с 1 видом. В фауне России отмечены 7 видов. В ископаемом состоянии неизвестны. Личинки палеарктических видов живут под корой гниющих стволов лиственных деревьев.

Synneuridae Enderlein, 1936

Небольшие комары (3.5-5 мм) с латерально сдавленной грудью и удлиненным брюшком. Тело черное.

Реликтовое семейство, объединяет 2 рода: голарктический *Synneuron* Lundström (2 вида в Палеарктике и 1 в Неарктике) и неарктический *Exiliscelis* Hutson с 1 видом. В России встречаются 2 вида *Synneuron* Lundström. Один неописанный вымерший вид отмечен из нижнего мела.

Комары обитают в лесу, редки. Личинки живут во влажной гниющей древесине.

* Syringogastridae Prado, 1969

Небольшие мухи с узким расширяющимся к вершине брюшком, задние бедра утолщены, орбитальные щетинки утрачены, крылья без крылышка.

Небольшое семейство, включающее 8 видов рода *Syringogaster* Cresson, известного только из Неотропической области. В ископаемом состоянии неизвестны.

Мухи встречаются среди густой растительности во влажных местах. Образ жизни личинок неизвестен.

Syrphidae Latreille, 1802 – мухи-журчалки (рис. 43)

(flower flies, hover flies)

Мухи средних и крупных размеров (4-25 мм), тело черное или черное с желтыми полосами и пятнами; по внешнему виду многие напоминают пчел, ос и шмелей. Иногда тело в густых волосках, но крепкие щетинки неразвиты. Глаза у самцов обычно голоптические.

Одно из наиболее обширных семейств двукрылых, распространены всесветно. В мировой фауне описано около 6000 видов. В Палеарктике известно более 1500 видов из 120 родов. В фауне России – около 800 видов. Ископае-

мые описаны из эоцена и миоцена, но имеется указание на нахождение в нижнемеловом янтаре Сибири.

Одни из самых заметных и многочисленных двукрылых. Мухи активны при ярком освещении, многие посещают цветущие растения, обладают маневренным полетом, могут зависать на одном месте, быстро менять направления. Многие виды сидят на листьях или выкашиваются в траве. Мухи питаются нектаром и пыльцой, имеют большое значение как опылители растений.

Питание личинок крайне разнообразно, личинки – наземные и водные. Наиболее известны личинки-хищники, уничтожающие тлей, червецов, листоблошек, мелких гусениц (роды *Episthrophe* Walker, *Arctosyrphus* Frey, *Episyrphus* Matsumura et Adachi, *Dasysyrphus* Enderlein, *Scaeva* Fallén, *Syrphus* Fabricius). Они имеют огромное значение как регуляторы численности насекомых-вредителей растений. Другая хорошо известная группа видов – с водными личинками (роды *Eristalis* Latreille, *Helophilus* Meigen, *Neoascia* Williston, *Orthoneura* Macquart, *Chrysogaster* Meigen). Личинки *Eristalis* Latreille имеют длинную дыхательную трубку, и их называют „крыски". Эти личинки могут жить в сильно загрязненных водах, включая стоки животноводческих ферм. Личинки родов *Cheilosia* Meigen, *Eumerus* Meigen и *Merodon* Meigen живут в стеблях или луковицах растений, могут повреждать лук и декоративные растения из лилейных и амарилисовых. Личинки *Merodon equestris* Fabricius, *Eumerus strigatus* Fallén развиваются в луковицах многих луковичных, а личинки *E. amoenus* Loew и *E. tuberculatus* Rondani могут повреждать огородный лук. Некоторые виды *Cheilosia* Meigen развиваются в грибах.

Личинки многих видов – сапрофаги, живут в навозе (*Rhingia* Scopoli, *Syritta* Le Peletier de St. Fargean et A. Serville), гниющей древесине, в трухе дупел деревьев (*Xylota* Meigen, *Mallota* Meigen). Личинки *Brachyopa* Meigen и *Fendinandea* Rondani развиваются в вытекающем соке деревьев; личинки *Vollucela* Geoffroy – в гнездах пчел и ос. Личинки *Microdon* Meigen, внешне похожие на моллюсков, известны только из гнезд муравьев.

Systropodidae Brauer, 1880

Мухи с длинным тонким брюшком, латерально уплощенным у самок и булавовидным у самцов. Глаза часто голоптические у обоих полов. Крылья узкие, с редуцированной аксиллярной лопастью и лишенные крылышка. Включают 3 рода, распространенные преимущественно в южном полушарии. В России на юге Дальнего Востока встречаются несколько видов рода *Systropus* Wiedemann. Рассматриваются иногда как подсемейство в Bombyliidae.

Tabanidae Latreille, 1802 – слепни (рис. 37)
(horse or dear flies)

Среднего размера и крупные (6-30 мм) мухи с коренастым телом, без крепких щетинок. Некоторые ярко окрашены, крылья иногда пятнистые. У живых экземпляров глаза зеленые, красные, часто коричневые и обычно с полосками.

Распространены всесветно, весьма многочисленны в тропиках и субтропиках, но встречаются везде, вплоть до южных тундр. В мировой фауне известны 3500 видов. В Палеарктике встречаются 550 видов из 20 родов. В фауне России – 176 видов. Старейшая из находок ископаемых – вид рода *Tabanus* Linnaeus из эоценовых/олигоценовых слоев. Более ранние находки из меловых и среднеюрских отложений нуждаются в дальнейших исследованиях.

Мухи активны в теплую солнечную погоду, хорошие летуны. Самки преобладающего числа видов сосут кровь позвоночных, назойливые кровососы, нападают на млекопитающих, в том числе на человека. Самцы питаются нектаром или пыльцой, образуют небольшие рои.

Личинки водные или полуводные, живут в воде, влажной почве, иле, по краям водоемов; немногие – в сухой почве. Личинки – активные хищники, питаются личинками насекомых, моллюсками, червями. Яйца откладывают кучками на листья растений у воды.

Имеют огромное значение как назойливые кровососы и механические переносчики многих заболеваний человека и домашних животных, таких как туляремия, сибирская язва и другие.

Tachinidae Robineau-Desvoidy,1830 – тахины, или ежемухи (рис. 49)

Преимущественно крупные мухи с телом в крепких торчащих щетинках, под щитком имеется субскутеллум в виде валика. Глаза самцов голоптические. Некоторые виды не имеют крепких щетинок, их брюшко округлое или плоское (Phasiinae).

Огромное семейство, распространены всесветно, второе по числу видов семейство после Limoniidae, в мировой фауне описано около 8000 видов. В фауне России – не менее 700 видов. Ископаемые (10 видов из 8 родов) описаны из балтийского янтаря (эоцен/олигоцен) и более поздних слоев.

Мухи очень активны, сидят на листьях, стволах деревьев, очень часты на цветах, где питаются нектаром, привлекаются вытекающим соком деревьев, медвяной росой. Большинство видов активно днем, но некоторые – паразиты сумеречных пластинчатоусых жуков, активны в сумерках. Самцы образуют скопления на возвышенностях рельефа. Самки тахин откладывают яйца или рождают

живых личинок. Все личинки – внутренние паразиты (паразитоиды) других насекомых. Яйца могут быть макротипическими, крупными и откладываться в тело хозяина или микропитическими, мелкими, которые откладываются в большом числе на растения и заглатываются потенциальной жертвой. Живородящие виды откладывают личинок на тело или в тело хозяина.

Среди хозяев тахин – клопы, личинки бабочек, личинки пластинчатоусых и других групп жуков, ложногусеницы пилильщиков, прямокрылые, уховертки, многоножки, пауки, даже представители отряда Diptera: личинки комаров-долгоножек и слепней. Однако наибольшее число хозяев – гусеницы бабочек. Многие виды тахин – широкие полифаги, но имеются и узко специализированные виды. Тахины имеют огромное значение в регуляции численности многих видов вредных насекомых.

* Tachiniscidae Kertész, 1903

По внешнему облику сходны или с Tachinidae или (*Tachiniscida africana* Malloch) с веспидными осами.

Известны только 4 вида, относящиеся к 3 родам. Три вида обитают в Афротропической области и 1 вид – в Неотропической области. В ископаемом состоянии неизвестны.

Биология известна мало, один вид был выведен из гусеницы сатурнии.

Taeniapteridae Cresson, 1930

Мухи с удлиненным телом 7-9 мм длиной, с тонкими длинными ногами. Прелябрум сильно выступающий. Передние и средние голени в коротких щетинках. Распространены преимущественно в Неотропической области, в мировой фауне известно около 300 видов, В Палеарктике – только 1 род *Rainieria* Rondani. Личинки – сапрофаги в гниющих веществах растительного происхождения. Рассматриваются иногда как подсемейство в семействе Micropezidae.

Tanyderidae Osten-Sacken, 1880

(primitive crane-flies)

Крупные комары (6-15 мм) с пятнистыми крыльями и удлиненными ногами.

Небольшое архаическое семейство, распространены всесветно; известны 42 рецентных вида, относящихся к 11 родам; большинство из них обитает в Ориентальной и Австралийской областях. В Палеарктике редки и немногочисленны; известен только 1 род *Protanyderus* Handlirsh, 3 вида которого встречаются на юго-востоке. По жилкованию крыльев – наиболее примитивная группа среди двукрылых. Ископаемые отмечены в триасовых и верхнеюрских слоях.

Комары встречаются по берегам водотоков, редки. Иногда самцы образуют рои, активны по вечерам. Личинки – водные и полуводные, живут по берегам водотоков в песчаном грунте, в отложениях детрита.

Tanypezidae Rondani, 1856

Средней величины мухи (6-7 мм) с тонким стройным телом черной окраски и длинными желтыми ногами.

Небольшое семейство, известны 20 видов; большинство встречается в Неотропической области, где представлено несколько родов. В Палеарктике известен только род *Tanypeza* Fallén, в фауне России отмечен 1 вид этого рода. Ископаемые неизвестны.

Мухи держатся на траве и листьях кустарников во влажных местах, по берегам водоемов. Образ жизни личинок точно неизвестен. Личинки *Tanypeza longimana* Fallén выращивались в лаборатории на арбузных корках, но ни одна личинка не окуклилась.

Tephritidae Newman, 1834 – мухи-пестрокрылки (рис. 46, *7*, *8*) *(fruit flies)*

Мелкие или средних размеров мухи (3-10 мм), некоторые ярко окрашены; крылья с полосами и пятнами; у самок хорошо развит склеротизованный яйцеклад.

Одно из наиболее крупных семейств в серии Acalyptratae. Распространены всесветно; наибольшее число видов известно из тропиков; описано в мировой фауне более 4000 видов из более чем 100 родов. В Палеарктике более 300, в фауне России – около 200 видов. Ископаемые немногочисленны, старейшая находка относится к миоцену.

Мухи держатся в траве, на листьях кустарников, реже на цветах. Личинки – фитофаги, хотя немногие были найдены под корой гниющих стволов деревьев. Самки откладывают яйца внутрь питательного субстрата. Личинки питаются в сочных плодах многих растений (вишня, жимолость, можжевельник), головках сложноцветных, в стеблях или корнях растений, в галлах пилильщиков; некоторые – минеры листьев. На стеблях растений и внутри соцветий сложноцветных могут вызывать образование галлов. Многие виды (особенно из подсемейства Dacinae) – серьезные вредители сочных плодов (например, средиземноморская плодовая муха *Ceratitus capitata* Wiedemann), многих плодовых и овощных культур. Дынная муха *Myiopardalis pardalina* Bigot – серьезный вредитель бахчевых культур, *Rhagoletis pomonella* Walsch – опасный вредитель яблок в Северной Америке, маслинная муха *Dacus oleae* Gmelin – серьезнейший вредитель культурной маслины в Средиземноморье. Шиповниковая муха *Rhagoletis alternata* Fallén и облепиховая муха *R. batava* Hering развиваются в плодах шиповников и облепихи соответственно. Вишневая муха *R. cerasi* Linnaeus повреждает плоды

вишни, черешни, абрикоса. Особенно много вредящих видов – в тропиках. Как опасные вредители пестрокрылки – объекты внешнего и внутреннего карантина. Пестрокрылки – обитатели соплодий сложноцветных, в том числе многих сорных растений, используются в биологической борьбе с сорняками.

Teratomyzidae Colles et McAlpine, 1970

Небольшие с удлиненным телом мухи, длиной около 5 мм, желтой или темной окраски. Крылья узкие, без развитого крылышка и с тесно сближенными и сдвинутыми к основанию крыла поперечными жилками. Анальная жилка длинная. У большинства видов отсутствуют щупики.

Известны 2 рода с 20-25 видами: *Teratomyza* Malloch и *Teratoptera* Malloch. Распространены в Австралии, Новой Зеландии, Ориентальной области, на юге Неотропической области. В Палеарктике найдены на юге Дальнего Востока России (Приморье, Сахалин, Курильские острова). В ископаемом состоянии неизвестны.

На юге Дальнего Востока России собраны во влажном лесу. Личинки *Teratoptera* Malloch в Новой Зеландии найдены на поверхности вайи папоротника.

* Termitoxeniidae Wasmann, 1901

Бескрылые мухи с сильно редуцированными глазами. Предполагается, что они – протандрические гемафродиты. Все известные виды живут в гнездах термитов. Описаны 15 родов из Ориентальной и Афротропической областей. Рассматриваются часто как подсемейство Phoridae.

Tethinidae Hendel, 1916

Мелкие (1.5-3.5 мм) мухи с телом серого цвета, покрытым густым опылением.

Распространены всесветно; небольшое семейство; известно в мировой фауне около 100 видов. В Палеарктике – более 30 видов, принадлежащих к 4 родам. В России найдено около 20 видов. Ископаемые не описаны, но имеется указание на нахождение в мексиканском янтаре (олигоцен/миоцен).

Мухи галофильные, держатся по берегам морей, на дюнах, вблизи соленых озер, на солончаковых лугах. Образ жизни личинок неизвестен; один из новозеландских видов связан с колониями пингвинов; возможно, личинки живут в помете или скоплениях водорослей. Способность переносить засоление приводит к тому, что тетиниды охотно заселяют техногенные ландшафты.

Thaumaleidae Bezzi, 1913

Мелкие (1.5-7 мм) комары с блестящим желтым или черным телом, с дорсально выпуклой грудью и своеобразными антеннами. Их основные членики

утолщены, а остальные – тонкие, образуют как бы длинную щетинку. Единственный ископаемый представитель описан из слоев, датируемых верхней юрой – нижним мелом.

Распространены всесветно, но преобладающее число видов известно из Голарктики. В мировой фауне описано около 150 видов из 6 родов. В Палеарктике известно около 100 видов из 3 родов: *Prothaumalea* Vaillant, *Thaumalea* Ruthe и *Androprosopa* Mik. Из них первый род известен только из Средиземноморья. Наибольшее число видов принадлежит к роду *Thaumalea* Ruthe. Большинство видов приурочено к определенным горным системам или даже отдельным хребетам. Встречаются преимущественно в горах. В России известны 2-3 вида.

Комары держатся на растениях вдоль водотоков в горах. Комары – редкие насекомые, иногда образуют рои во время захода солнца. Личинки водные, гидропетрические, живут на скалах, даже вертикальных, по которым течет тонким слоем холодная вода. Спинная сторона личинки, покрытая щитками, выступает из воды. Питаются личинки растительным детритом, диатомовыми водорослями. Окукливаются во влажном мху, иле или в скоплениях органики вблизи мест развития личинок.

* Thaumatoxeniidae Borner, 1904

Включают 1 африканский род *Thaumatoxena* Breddin et Borner с 9 видами. Мухи бескрылые, живут в гнездах термитов. Рассматриваются часто как подсемейство в Phoridae.

Therevidae Newman, 1834 – лжектыри, или теревиды (рис. 38, *11*) *(stiletto flies)*

Средней величины мухи (3-15 мм) с удлиненным телом, серой или желтоватой окраски, в пушистых волосках или в густом сером опылении. По внешнему виду сходны с ктырями, но голова между глазами невогнутая. Хоботок хорошо развит. Антенны с членистым флагелломером.

Распространены всесветно, в мировой фауне описано более 700 видов из 50 родов. В Палеарктике известны 230 видов из 31 рода, более многочисленны в южных широтах. В фауне России отмечены 130 видов. В ископаемом состоянии известны мало. Описанные формы происходят из эоцена/олигоцена, но указано появление уже в средней юре.

Мухи обладают быстрым полетом; ксерофильные и теплолюбивые насекомые, часто сидят на солнце на камнях, стволах деревьев, питаются свободными жидкостями. Личинки – активные хищники, живут в песке, песчаной почве, очень подвижные, нападают на личинок насекомых (в основном почвенных личинок жуков) и дождевых червей. Личинки имеют 5 возрастов,

окукливаются в почве, и куколки могут впадать в диапаузу, которая продолжается до 2 лет.

Thyreophoridae Macquart, 1835

Небольшое семейство, описаны 11 видов из 5 родов. Его представители очень редки в коллекциях. Ископаемые представители неизвестны.

Личинки развиваются в трупах крупных позвоночных. Вид *Thyreophora anthropophaga* Robineau-Desvoidy был описан по экземплярам, которые повредили препараты человеческих мышц и костей в Парижской школе медицины. В Европе тиреофорид не находили с середины прошлого века: считалось, что они, возможно, вымерли, однако известна находка на юге Приморского края России (*Prothothyreophora grunini* Ozerov). В Израиле в зимние месяцы в трупах были найдены личинки *Centrophlebomyia furcata* Fabricius. В Кашмире на трупе лошади был обнаружен описанный из Европы *T. anthropophaga* Robineau-Desvoidy. Возможно, мухи не столь редки, но их собирают редко, так как они активны в холодное время года, сразу после схода снега.

Tipulidae Latreille, 1802 – комары-долгоножки, карамоды (рис. 1, *2*; 34, *1*)

(crane flies)

Крупные комары (до 20 мм) с удлиненным телом и длинными ногами, при поимке ноги часто обламываются. Тело обычно желтое или темно окрашено, крылья иногда с расплывчатыми пятнами.

Одно из самых крупных семейств двукрылых, в мировой фауне описано около 4000 видов. В Палеарктике – более 500 видов, в России – около 400 видов. Ископаемые весьма многочисленны: описано около 100 видов из 8 родов. Большинство находок относится к эоцену – олигоцену; наиболее ранние находки относятся к нижнему мелу.

Комары влаголюбивы, держатся во влажных тенистых местах, у воды, в лесах, на болотах, многочисленны в высоких широтах и высоко в горах. Личинки водные, полуводные и наземные, обитающие в почве. Личинки – хищники или сапрофаги и фитосапрофаги, питаются разлагающимися растительными веществами. Некоторые личинки могут повреждать корни растений на влажных почвах и считаются сельскохозяйственными вредителями: например, болотная долгоножка *Tipula paludosa* Meigen, осенняя долгоножка *T. czizeki* de Jong, черная долгоножка *Nigrotipula nigra* Linnaeus, крестоцветная долгоножка *Nephrotroma cornicina* Linnaeus, пятнистая долгоножка *N. maculata* Meigen и др. В высоких широтах личинки типулид – важный компонент в пищевом рационе болотных и околоводных птиц.

Trichoceridae Rondani, 1841 – зимние комары

(winter crane flies)

Довольно крупные комары (3- 8 мм) с тонким телом и длинными ногами, по внешнему облику сходны с комарами-долгоножками.

Распространены преимущественно в Голарктике, но известны и из южного полушария (юг Южной Америки, Новая Зеландия, Тасмания, субантарктические острова). Ни одного вида до сих пор не найдено в Африке. В мировой фауне известны 116 видов из 5 родов. В Палеарктике – 57 видов из 3 родов: *Trichocera* Meigen, *Paracladura* Brunetti и *Diazosma* Bergroth. Все, по-видимому, встречаются в России, но не изучены. Один род (*Nothotrichocera* Alexander) имеет циркумантарктическое распространение. Ископаемые описаны из юры, найдены также в балтийском янтаре.

Комары – микротермные насекомые, встречаются во влажных затененных местах, в лесу, среди кустарников, в пещерах, дуплах деревьев. Распространены на север до Таймыра, встречаются высоко в горах. Осенью и ранней весной образуют рои. Наиболее широко распространен *Trichocera annulata* Meigen. Личинки – сапрофаги и некрофаги, найдены в разлагающихся грибах, овощах, навозе, в трупах; в последних – особенно в холодное время года.

Trichomyiidae Tonnoir, 1922

Распространены всесветно, наиболее разнообразны в тропиках Азии и Южной Америки. Иногда рассматриваются как подсемейство в составе Psychodidae.

Образ жизни известен плохо. Немногие личинки были найдены в гниющей древесине.

Trixoscelididae Hendel, 1916

Мелкие мухи (2-4 мм) с телом серой окраски, голова частично желтая.

Распространены в Голарктике, Афротропической и Неотропической областях. В мировой фауне описано немногим более 70 видов. В Палеарктике обитает около 20 видов из 3 родов; в России – не менее 10 видов, но они не изучены. Ископаемые известны из доминиканского янтаря (олигоцен-миоцен).

Мухи встречаются в сухих, хорошо инсолируемых местах, часто по берегам морей. Образ жизни известен плохо. *Trixoscelis canescens* Loew и *T. frontalis* Fallén выводили из птичьих гнезд или почвы, обогащенной пометом птиц.

Ulidiidae Macquart, 1935 (рис. 46, *4*)

Средней величины, реже мелкие мухи (3-10 мм), обычно с большой головой; антенны часто погружены в антеннальные ямки.

Относительно небольшое семейство, которое иногда объединяют с Otitidae. В Палеарктике известно немногим более 60 видов из 5 родов.

Видовое разнообразие в Палеарктике выше в южных широтах. Мухи встречаются на цветах, стволах деревьев, экскрементах животных и человека. Образ жизни личинок известен плохо. У синантропного вида *Physiphora demandata* Fabricius личинки развиваются в навозе. Личинки других видов были найдены в гниющих фруктах, под корой отмерших деревьев.

Usiidae Becker, 1913

Мелкие мухи с короткой грудью и щитком и широким брюшком. Хоботок длинный. На крыле имеются только 3 заднекрайних ячейки, а ячейка *cup* замкнута и с длинным стебельком. Включают 3 рода, из них наиболее обычен *Usia* Latreille. Рассматриваются иногда как подсемейство в Bombyliidae. Распространены в Средиземноморье, на юге Африки и западе Северной Америки.

Vermileonidae Williston, 1886

Средних размеров мухи (5-18 мм) с узким тонким телом и узкими крыльями без крылышка; ноги длинные и тонкие; задние ноги иногда слабо утолщены.

Встречаются в Палеарктике, в Средиземноморье и Китае, известны на юге Неарктики, в основном живут в тропиках. В Палеарктике известны 20 видов и 4 рода: *Vermileo* Macquart, *Lampromyia* Macquart, *Vermiophis* Yang и *Vermitigris* Wheeler. В фауне России не обнаружены. Ископаемые описаны из балтийского янтаря, неописанные формы известны из среднеюрских отложений.

Мухи – ксерофилы, питаются на цветах нектаром. Личинки – хищные, живут в песчаных почвах, делая воронки (наподобие ловчих воронок личинок муравьиных львов); ловят в основном муравьев, падающих в ловушку.

Xenasteiidae Hardy, 1980

Мелкие мухи (1.2-2 мм) металлической черно-синей окраски.

Семейство включает 2 рода: *Tunisimyia* Papp описан из Туниса, виды *Xenasteia* Hardy обитают на островах Индийского и Тихого океанов. В ископаемом состоянии неизвестны.

Встречаются в основном по берегам морей. Большинство экземпляров поймано на свет. Образ жизни личинок неизвестен.

Xylomyidae Verrall, 1901 (рис. 36, *2*, *3*)

Средних размеров или крупные мухи (4-20 мм) с удлиненным телом черной с желтым окраски, задние бедра иногда утолщены. Флагеллум антенны кольчатый, из 8 члеников.

Распространены всесветно, в мировой фауне описано около 100 видов. В Палеарктике отмечены 26 видов из 3 родов: *Formosolva* James, *Solva* Walker и *Xylomya* Rondani. В фауне России известны 13 видов из 2 последних родов. Наиболее ранняя находка ископаемых известна из средней юры.

Мухи встречаются в лесах, обычно сидят на стволах и листве деревьев и кустарников. Личинки живут большими скоплениями под корой и в корнях отмерших деревьев лиственных пород, а также в других разлагающихся веществах. Личинки – сапрофаги или (некоторые) хищники. Питаются в основном мертвыми или поврежденными личинками других насекомых. Личинки младших возрастов возможно потребляют сок, выделяющийся из поврежденной или разлагающейся древесины.

Xylophagidae Fallén, 1810 – стволоедки (рис. 36, *1*)

Крупные мухи (7-20 мм) с удлиненным цилиндрическим телом, окраска черная, иногда брюшко коричнево-красное. Мухи по облику напоминают рогохвостов.

Семейство включает только 1 род (*Xylophagus* Meigen), распространенный в Голарктике и содержащий 19 видов; из них 13 известны в Палеарктике. В фауне России отмечены 10 видов. Ископаемые описаны из балтийского янтаря; неописанные формы отмечены в меловых янтарях Сибири; впервые в геологической летописи появляются в конце средней юры.

Мухи встречаются относительно редко, в лесах, обычно сидят на стволах деревьев. Личинки – хищники, развиваются под корой и в гниющей древесине лиственных и хвойных пород, питаются личинками других насекомых. Окукливаются под корой. Развитие, по-видимому, продолжается 2 года.

ДОПОЛНЕНИЕ К ОБЗОРУ СЕМЕЙСТВ

Centrioncidae Hennig, 1965

(afromontane forest flies)

Небольшое семейство Schizophora включает 2 рода: *Centrioncus* (ранее включали в Diopsidae) и *Telograbus* Fijen, виды которых обитают в дождевых горных лесах Африки.

Мухи с удлиненным телом длиной 4-6 мм (большей частью темной окраски), слабо утолщенными бедрами передних ног и более заметно утолщенными бедрами задних ног, вооруженных вентрально шипиками. Щиток с 2 довольно длинными выростами. На голове отсутствуют оцеллярные и внутренние теменные щетинки. Имеется только одна орбитальная щетинка. VII брюшной сегмент у самок образует замкнутое кольцо. Самки имеют 3 склеротизованные сперматеки. В гениталиях самца сурстили разделены на 3 лопасти. В крыле субкостальная жилка тесно прилегает к R_1, имеются анальная жилка и анальная ячейка. Мухи, как и Diopsidae, заражены паразитическими грибами Laboulbeniales.

Ctenostylidae Bigot, 1882

(другое написание – Ctenotylidae Barraclough, 1994)

Небольшое семейство из серии Acalyptrata, положение которого в системе неясно. Включает 2 рода из Южной Америки (*Ctenostyla* Hendel, *Furciseta* Aszel) и 1 род (*Ramuliseta* Keiser) с о. Сумба. Мухи с длиной тела до 10 мм характеризуются отсутствием ротовых органов и сложной аристой, которая снабжена длинными лучами только по дорсальному краю, либо древовидно разветвлена. По крайней мере у *Lonchomostylia lopezi* Keiser самки живородящие, что подтверждает предположение о паразитическом образе личинок. Семейство сближали с Pyrgotidae, но, возможно, оно более близко к Conopidae.

Gobryidae McAppine, 1997

(hinge flies)

Небольшое семейство из серии Acalyptrata включает 1 род *Gobrya* Walker 1860 (= *Syrittomyia* Hendel) с 8 видами, часть из которых не описана. Семейство включают в Diopsoidea (= Nothyboidea).

Мухи с удлиненным телом, по облику напоминают наездников Braconidae. Голова шире, чем грудь; глаза большие. На голове представлены только наружные и внутренние затеменные щетинки. Хетотаксия груди развита слабо. Имеется прекоксальный мост. Брюшко стебельчатое. Крылья с полной

костальной жилкой без перерывов и развитой субкостальной жилкой. Анальная жилка и анальная ячейка имеются. Ноги удлиненные с несколько утолщенными задними бедрами, вооруженные шиповидными щетинками вентрально. В прегенитальной области самца – только один асимметричный склерит с двумя парами дыхалец. Сурстили подвижные и также асимметричные. У самок имеются 3 склеротизованные сперматеки. Преимагинальные стадии неизвестны. Мухи обитают в Ориентальной и Австраозийской областях (Тайвань, Малайзия, Филиппины и Новая Гвинея).

Nannodastiidae Papp, 1980

Небольшое семейство в серии Acalyptrata, включает 2 рода (*Azorastia* Frey и *Nannodastia* Hendel). Первоначально было установлено как подсемейство в Ephydridae, затем рассматривалось в Drosophilidae и как подсемейство в Chyromyidae.

Очень мелкие мухи (0.7-1.25 мм), тело темной окраски, крылья прозрачные, ноги лишены длинных щетинок. Дыхальца на брюшке отсутствуют. Мухи встречаются на морских пляжах в субтропической и тропической зонах, в пещерах и под навесом скал, где имеется органический материал из экскрементов летучих мышей и птиц. Известны с юга Европы, Средиземноморья, Азорских о-вов, Вест-Индии и островов Тихого океана.

Neminidae McAlpine, 1983

Семейство из серии Acalyptrata, близкое к Aulacigastridae. Один из включенных родов (*Nemula* Freidberg, 1994) описан из Мадагаскара.

Rangomaramidae Jaschhof et Didham, 2002

Семейство описано в 2002 г., относится к Bibionomorpha, комары обитают в Новой Зеландии.

Условные обозначения на рисунках:

1 чл – 1-й членик лапки
а – антенны
ао – основания антенн
ар – ариста
аэм – анэпимер (птероплевры)
аэс – анэпистерн (мезоплевры)
ая – антеннальные ямки
б – бедро
бр – брюшко
ва – вершинная ариста
вг – верхняя губа, или лябрум
г – голень
гб – глазковый бугорок
гз – сложные, фасеточные глаза
гл – голова
гм – глазной мост
гп – гипофаринкс
гр – грудь
гт – глазковый треугольник
гч – грудная чешуйка
д – дыхальца
ж – жужжальца
з – затылок
згр – заднегрудь
зд – заднее дыхальце
зн – задняя нога
зсп – заднеспинка
кл – клипеус
крл – крыло
кф – кольчатый флагеллум
кч – крыловая чешуйка
кш – крылышко
кэм – катэпимер (гипоплевры)
кэс – катэпистерн (стеноплевры)
л – лунка
лб – лоб
лбр – лицевая борода
лж – ложная жилка
лк – лицевой киль
лп – лапки
лпл – лобные пластинки
лш – лицевой шов, или шов птилинума
м – мерон
мб – место прокола булавкой
мд – верхние челюсти, или мандибулы
мк – нижние челюсти, или максиллы
мщ – нижнечелюстные, или максиллярные щупики
н – ноги
нг – нижняя губа, или лябиум
нп – нотоплевры
нск – шейный склерит
оа – ариста, отходящая в основании 1-го флагелломера
ок – основание крыла
п – птилинум, или лобный пузырь
пг – простой глазок
пгр – переднегрудь
пдц – педицель, или 2-й членик антенны
пд – переднее дыхальце
пкм – прекоксальный мост
пл – пульвиллы
пн – передняя нога
ппл – проплевры
ппн – постпронотум (плечи)
пр – пластиковая прозрачная трубка, наполненная глицерином
прл – прелябрум
прск – прескутум
пск – постскутеллум
пт – псевдотрахеи
птр – плевротергит
пц – пинцет
пш – поперечный шов на среднеспинке
р – рострум
рц – рыльце
сбк – собирательный канал
сгр – среднегрудь
ск – скутум
сл – скула
сп – скапус, или 1-й членик антенны
спг – стернит переднегруди
срг – среднегрудь
срн – средняя нога
сс – сосательные лопасти
т – $т_1$, $т_2$,$т_3$ – тазики передних, средних и задних ног
те – тека
ф – 1-й флагелломер
фл – флагеллум
х – хоботок
шп – шов на педицеле (2-м членике антенн)
шск – шейные склериты
щ – щиток (скутеллум)
щк – щека
щт – щетинки
э – эмподиум
эт – географическая этикетка

Жилки и ячейки на крыльях и щетинки на теле:

A – *A*, *1A*, *2A* – анальные жилки
ac – акростихальные щетинки
aes – анэпистернальные (мезоплевральные) щетинки
al – крылышко
ap – апикальные щетинки на щитке
ba – передняя базальная ячейка
bas – базальные щетинки на щитке
bc – базикоста
bp – задняя базальная ячейка
C – костальная жилка
c – костальная ячейка
Cu – кубитальная жилка
cup – задняя кубитальная ячейка
d – дискальная ячейка
dc – дорсоцентральные щетинки
dm – дискомедиальная ячейка
ds – дискальные щетинки на щитке
fr – фронтальные (лобные) щетинки
h – плечевая жилка
hp – постпронотальные (плечевые) щетинки
ia – интералярные щетинки
kes – катэпистернальные (стерноплевральные) щетинки
la – латеральные щетинки на щитке
m – m_1, m_2 – медиальные ячейки
M – M_1, M_2, M_3, M_4 – медиальные жилки
m-m – задняя поперечная жилка
ms – щетинки на мероне (гипоплевральные)
npl – нотоплевральные щетинки
oc – оцеллярные, или глазковые щетинки
or – орбитальные щетинки
p – p_1, p_2, p_3, p_4, p_5 – заднекрайние ячейки
pa – посталярные щетинки
pbas – предбазальные щетинки на щитке
ph – заплечевые щетинки
pooc – заглазковые (постоцеллярные) щетинки
prn – постпронотумные (плечевые) щетинки
ps – предшовные щетинки
R – R_1, R_2, R_3, R_4, R_5 – радиальные жилки
r – r_1, r_2, r_3, r_4 – радиальные ячейки
r-m – передняя поперечная жилка
Rs – сектор радиуса
sa – зашовные щетинки
sap – субапикальные щетинки на щитке
Sc – субкостальная жилка
sc – субкостальная ячейка
tg – тегула
vi – вибрисса
vte – наружние теменные щетинки
vti – внутренние теменные щетинки

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 3

Общая часть

Морфология взрослого насекомого 6
Классификация отряда Diptera 42
Ископаемые двукрылые и краткая геологическая история отряда двукрылых 62
Некоторые особенности географического распространения 66
Жизненный цикл 68
Биология взрослого насекомого 72
Период активности имаго и расселение 72
Особенности имагинального питания 73
Афагия 74
Хищничество 74
Гематофагия 75
Нектарофагия и полинофагия 76
Размножение 76
Среды обитания и типы питания личинок двукрылых 77
Водные двукрылые 77
Типы питания личинок 79
Неспециализированая сапрофагия 80
Специализированная сапрофагия 81
Ксило- и флеобионты 81
Копробионты 82
Некробионты 83
Мицетобионты и мицетофаги 84
Фитофаги 87
Хищничество 91
Паразитизм 93
Биоценотическое значение двукрылых 95
Двукрылые и человек 96
Методы сбора, монтировки и хранения двукрылых 99
Основная литература по двукрылым насекомым 104

Систематическая часть

Таблица для определения семейств двукрылых насекомых по взрослым насекомым 107
Краткий обзор семейств двукрылых 144
Дополнение к обзору семейств 246

Э. П. НАРЧУК

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ СЕМЕЙСТВ ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (INSECTA: DIPTERA) ФАУНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН (С КРАТКИМ ОБЗОРОМ СЕМЕЙСТВ МИРОВОЙ ФАУНЫ)

Труды Зоологического института РАН
Том 294

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института РАН
План 2002 г.

Редактор *Т.А. Асанович*
Оригинал-макет изготовлен *Д.В. Тумановым*

Подписано к печати 30.07.2003. Формат 60x90 $^{1}/_{16}$. Печать ризограф.
Бумага офсетная. Печ. л. 15.25. Тираж 300 экз.

Зоологический институт РАН, 199034, Санкт Петербург, Университетская наб. 1